Systematik und Ökologie von Wühlmäusen (Microtinae, Mammalia) der vorderasiatischen Gebirge Ostpontus, Talysch und Elburs*)**)

Von HANS M. STEINER***)

(Mit 19 Abbildungen, 8 Fotos auf Tafeln und 40 Tabellen)

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 23. April 1971 durch das w. M. W. Kühnelt)

Inhalt

*) Herrn Prof. Dr. Rainer SCHUBERT-SOLDERN zu seinem 70. Geburtstag herzlichst gewidmet.

**) Als Habilitationsschrift an der Hochschule für Bodenkultur in Wien angenommen.

***) Doz. Dr. Hans M. Steiner, Gregor Mendel-Straße 33, A-1180 Wien.

Einleitung

Die Art steht im Mittelpunkt des Interesses der Systematik. Ihre Entstehung hat seit CHARLES DARWINS klassischem Buch „On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life" (1859) die Aufmerksamkeit der Evolutionsforschung gefesselt. Gerade in den letzten Jahren hat diese Richtung einen entscheidenden Aufschwung erhalten, der im Werk von ERNST MAYR „Animal species and evolution" (1963) eine Synthese erfuhr. Aus dem heute allgemein anerkannten biologischen Artbegriff („Arten sind Gruppen von wirklich oder potentiell sich fortpflanzenden Populationen, die reproduktiv von anderen solchen Gruppen isoliert sind", MAYR 1940) geht die große Bedeutung der Untersuchung einzelner Populationen hervor. Die Art als sich zeitlich und räumlich änderndes Gefüge bietet dem Taxonomen viele Ausbildungsformen dar, denen er seine Begriffe anzupassen hat, will er die Art als biologische Einheit behandeln. Gruppen von Populationen, die sich heute auf dem Weg zur Artbildung verschieden weit bewegt haben, stellen den Untersucher vor viele Rätsel. Eines davon ist das der Beziehungen nahverwandter Arten. Für den Freilandzoologen schließt sich ein weites Betätigungsfeld an, denn gerade die Analyse der ökologischen Beziehungen einzelner Populationen, wie z. B. der Konkurrenz, kann Antwort auf wichtige Fragen geben.

Das Studium systematisch-ökologischer Beziehungen in Zusammenhang mit der Verbreitung schien mir daher eine lohnende Aufgabe zu sein, und in den Wühlmäusen vorderasiatischer Gebirge fand ich eine Gruppe, die für eine solche Analyse geeignet schien. Viele technische Schwierigkeiten haben den Abschluß der Untersuchung hinausgedehnt, doch kann ich hiemit den Hauptteil meiner Ergebnisse vorlegen. Wegen der Übersättigung großer Teile des Textes mit Details, ohne deren Beachtung der Systematiker nicht arbeiten kann, bitte ich um Nachsicht.

1. Die Microtinen des Untersuchungsgebietes und frühere Untersuchungen

In Europa nördlich der Pyrenäen und Alpen haben in den letzten 25 Jahren die Wühlmäuse (Rodentia, Cricetidae, Microtinae) große Beachtung unter den Säugetierkundlern gefunden. Ihre zyklischen Massenvermehrungen und deren Ursachen (z. B. FRANK 1954, STEIN 1952, KALELA 1957 und REICHSTEIN 1964) sowie ihre für europäische Kleinsäuger große Artenzahl zusammen

mit vielen systematischen Problemen haben dies verursacht (z. B. ZIMMERMANN 1950; KRATOCHVIL 1952, 1964 und 1970; REICHSTEIN 1963). Außerdem hat die wirtschaftliche Bedeutung mancher Arten Untersuchungen über sie angeregt. Einer großen Zahl von Arbeiten aus Mittel-, West- und Nordeuropa stehen wenige aus Südeuropa gegenüber: als Beispiele mögen J. & G. NIETHAMMER & ABS (1964) sowie ONDRIAS (1965) dienen.

Was eben für Südeuropa festgestellt wurde, gilt um so mehr für Südwestasien. Über Wühlmäuse der hier besonders interessierenden Kaukasusländer und Kleinasiens informieren vor allem folgende Arbeiten: Die Beschreibungen der im Kaukasus-Pontus-Gebiet endemischen Arten *Prometheomys schaposchnikovi* SATUNIN 1901, *Microtus* (*Chionomys*) *gud* SATUNIN 1909, *Microtus* (*Chionomys*) *roberti* THOMAS 1906 und *Pitymys majori* THOMAS 1906 und des hier als Semispecies betrachteten *Pitymys daghestanicus* (SCHIDLOVSKI 1919). Besonders wichtig ist die Arbeit von NEUHÄUSER (1936b), die für spätere Studien über kleinasiatische Muroidea eine ausreichende Basis schuf, indem sie unter Berücksichtigung der russischen Literatur die systematische Stellung der meisten Arten und wesentliche Züge ihrer Verbreitung schon damals darstellte. Das nächste grundlegende Werk ist das von OGNEV (1950), das nun auch in englischer Übersetzung vorliegt. ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) haben leider durch das Zusammenwerfen der meisten Taxa innerhalb der Gattung *Pitymys* die Situation verwirrt und es sind ihnen auch einige Autoren darin gefolgt (z. B. OSBORN 1962). Das heute gleichfalls ins Englische übersetzte Buch von VERESCHTSCHAGIN (1959) versucht vor allem die Geschichte der Säugetierfauna des Kaukasus darzustellen. Von den letzten Arbeiten wären noch OSBORN (1962) und SPITZENBERGER & STEINER (1962, 1964) zu erwähnen[1]).

Ein Überblick über die wesentliche Wühlmaus-Literatur Nordpersiens ist noch rascher gegeben. GOODWIN (1940) beschreibt nach sehr geringem Material drei neue Taxa, die ohne Prüfung der Typen schwer deutbar sind. ELLERMAN (1948) beschrieb von GERD HEINRICH im Elbursgebirge entdeckte *Pitymys* als Subspecies von *subterraneus* und gab ihr den Namen *dorothea*; in ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) wurde *dorothea* irrtümlich nicht angeführt. MISONNE (1959) gab eine Zusammenfassung des über persische Säugetiere Bekannten. Eine weitere umfangreiche Studie

[1]) FELTEN, SPITZENBERGER & STORCH bearbeiten derzeit südwestanatolische Kleinsäuger. Ferner erschien neuerdings eine sehr wichtige Arbeit über die Gattung *Pitymys*, die nach Material, das ich gesammelt habe, auch das hier bearbeitete Gebiet berücksichtigt (KRATOCHVIL 1970).

über iranische Säugetiere ist die von LAY (1967). Der Autor kann sich auf sehr gutes Material stützen, gibt aber in den meisten Fällen keine Maße davon und ist leider mit der Begründung der durchgeführten Determinationen selbst in kritischen Fällen äußerst sparsam. Hingegen gibt er der Schilderung ökologischer und bionomischer Details viel Raum, wenn auch hier, besonders bei der Beschreibung der Fundorte und deren Lage, manche Flüchtigkeitsfehler unterliefen.

Wichtig sind noch zwei Arbeiten, die *Pitymys schelkovnikovi* betreffen und die sich auf den sowjetischen Anteil des Talysch beziehen: Die Beschreibung der Art durch SATUNIN (1907) und die Wiederentdeckung derselben durch ALEKPEROV (1959). Interessante Vergleichsmöglichkeiten eröffnet die jüngst erschienene Studie von J. NIETHAMMER (1970) über afghanische Wühlmäuse.

Die folgende Zusammenstellung soll einen ersten Überblick über das Arteninventar der Microtinae der Gebirge des Ostpontus, Kaukasus und des Talysch-Elburssystems bringen. Unsichere bzw. nur Grenzgebiete betreffende Angaben sind in Klammern gesetzt.

	Ostpontus	Kaukasus	Talysch + Elburs
Typische Waldbewohner:			
Clethrionomys glareolus	+	—	—
Microtus (Chicnomys) roberti	+	+	—
Pitymys majori	+	+	—
Pitymys schelkovnikovi	—	—	+
Bewohner von Wiesen im Waldbereich und auf alpinen Matten verschiedener Feuchtigkeit:			
Microtus (Microtus) arvalis	+	+	+
Promethcomys schaposchnikovi	+	+	—
Pitymys daghestanicus	+	+	—
Bewohner alpiner Felsbiotope:			
Microtus (Chionomys) nivalis	+	+	+
Microtus (Chionomys) gud	+	+	—
Bewohner von Trockenwiesen und Steppen:			
Micrctus (Chilotus) socialis + guentheri	(?)	(?)	(+)
Ellobius fuscocapillus + talpinus	—	(+)	(—)
Bewohner von wassernahen Lebensräumen außerhalb des Waldes:			
Arvicola terrestris	(+)	(+)	(+)

Allen drei Gebieten gemeinsam sind nur Arten, deren großes Areal auch Mitteleuropa einschließt: *Microtus arvalis* geht noch bis Afghanistan, *Microtus nivalis* erreicht noch den Kopet-Dag und *Arvicola terrestris* erreicht die Ostgrenze im südlichen Zweig seiner Verbreitung im südkaspischen Tiefland. Eine weitere europäische Art, *Clethrionomys glareolus*, findet ihre Ostgrenze in Südgeorgien und erreicht den Kaukasus nicht; wie *Arvicola* hat auch sie einen nördlichen Arealzweig, der bis Sibirien reicht. Die Bewohner von Trockenwiesen und Steppen sind für die hier besonders interessierenden Gebiete höherer Niederschläge nicht charakteristisch und kommen höchstens im Grenzgebiete dieses Bereiches vor. Mir sind keine exakt lokalisierten diesbezüglichen Funde bekannt. Die *Microtus socialis*-Gruppe bedürfte überdies einer gründlicheren Revision als sie LAY (1967) durchführte.

Von den verbleibenden Bewohnern des Waldes, der Waldwiesen und der alpinen Matten ist keine einzige Art dem Kaukasus-Ostpontus-Gebiet auf der einen und dem Talysch-Elburs-Gebiet auf der anderen Seite gemeinsam: vier Endemiten des ersten Gebietes steht einer des zweiten gegenüber. Der Bewohner alpiner Fels-Wiesen-Biotope, *Microtus gud*, kommt zur Liste der kaukasisch-ostpontischen Endemiten hinzu[2]).

Meine früher gehegte Vermutung, daß die Kleinsäugerfauna der Feuchtwaldgebiete des Kaukasus-Ostpontus und des Talysch-Elburs ähnlicher sei als bekannt, hat sich also nicht bewahrheitet: Die bereits bekannte *Pitymys*form (ELLERMAN 1948) zeigte sich als von *majori* spezifisch verschieden, Nachweise von kaukasisch-ostpontischen Charakterarten, wie es neben den erwähnten Wühlmäusen vor allem *Sorex raddei* ist, mißlangen an sehr günstig erscheinenden Standorten.

Da nicht nur die Microtinenfauna des Ostpontus reich an Endemiten ist, zog mich dieses Gebiet in den letzten zehn Jahren in seinen Bann; besonders gilt dies für die Feuchtwälder und die alpine Region. Seit 1961 unternahm ich sechs Expeditionen dorthin. Frau Dr. F. SPITZENBERGER (Wien) beteiligte sich an den beiden ersten. Leider ist es unter den augenblicklichen Verhältnissen schwer möglich, die Wälder und Berge des Kaukasus selbst zu studieren, und ich mußte mich mit dem Bild begnügen, das die Literatur vermittelt (OGNEV 1950 und VERESCHTSCHAGIN 1959). Die Wälder des Talysch- und Elbursgebirges konnte ich hingegen 1968 selbst besuchen.

[2]) Nach Befunden von F. SPITZENBERGER (mündl. Mitt.) lebt *Microtus gud* auch im Taurus; die Art wäre somit als Endemit des Kaukasus-Ostpontus-Gebietes zu streichen.

Die eigenen Untersuchungen haben am prinzipiellen Verbreitungsbild der einzelnen Wühlmausarten nur durch den Nachweis von *Prometheomys* im Ostpontus eine Neuerung erbracht (SPITZENBERGER & STEINER 1964); Details der Verbreitung, besonders solche, die die Kenntnis der Westgrenze der Endemiten präzisieren, sind jedoch in größerer Zahl neu (siehe auch erste Befunde in SPITZENBERGER & STEINER 1962). Eine ausführliche Arbeit über die Ökologie der waldbewohnenden Kleinsäuger des Ostpontus und des Talysch-Elburs-Gebietes befindet sich in Vorbereitung; dort will ich auch auf die Kleinsäuger der einzelnen Lebensräume genauer eingehen.

2. Zeit und Methodik der Untersuchungen

Obwohl es wünschenswert gewesen wäre, auch im Winter das Untersuchungsgebiet zu besuchen, war dies technisch nicht möglich. Ich versuchte deshalb, wenigstens früh im Jahr im Feuchtwaldgebiet des Ostpontus zu sammeln und diese Tätigkeit bis in den Herbst auszudehnen. Leider war gerade der April 1969, in den mein jahreszeitlich frühester Aufenthalt fiel, außergewöhnlich kalt und schneereich, so daß ich damals wohl die winterlichen Verhältnisse erleben konnte, dafür aber bionomisch schwer vergleichbare Daten erhielt. Tab. 1 gibt Auskunft über die zeitliche und Abb. 1 und 2 über die geographische Verteilung meiner Tätigkeit im Felde.

Die Expeditionen wurden mit Hilfe eines VW-Kombi durchgeführt, nur im Jahre 1966 mußte mit einem normalen Pkw das Auslangen gefunden werden. Der VW bewährte sich auf schlechten Waldwegen gut, durchquerte halbmetertiefe Flüsse im Elbursgebirge und wurde 1967 und 1968, als ich mit meiner Frau Edith und 1969, als ich alleine unterwegs war, auch als fahrbarer Arbeitsraum benutzt. Wir schliefen fast immer im Zelt oder im Wagen, auch 1969 bei Frost. Die Forstwege Nordpersiens allerdings haben wir nur in drei Fällen mit dem VW befahren können, denn sie sind oft nur für Traktoren und Lastwagen geeignet.

Für den Fang von Wühlmäusen wurden meist normale Schlagfallen verwendet, die ich, wie schon früher, mit Käse beködert habe. Nur 1968 versuchte ich teilweise auch Rosinen als Köder im Talyschgebirge, erhielt aber dadurch keine anderen Ergebnisse als bei parallel verwendetem Käse. *Prometheomys* fing ich mit Maulwurf- und Schermausfallen. *Pitymys majori* und *Microtus roberti* wurden auch mit Lebendfallen gefangen, die ich 1968 und 1969 zusätzlich verwendete und mit Brot- und Apfelstückchen beköderte. Die Fänge der Jahre 1961 und 1962 wurden gemeinsam mit F. SPITZENBERGER durchgeführt.

Tab. 1. Ort und Dauer der Fänge mit Mausfallen in Kleinasien und Persien, von Westen nach Osten geordnet, ferner Zahl der Falleneinheiten, der erbeuteten Kleinsäuger und Wühlmäuse. Für die türkischen Fundorte sind die Bezirke in Klammern angegeben. Fänge in Häusern und Fänge mit Wühlmausfallen und Lebendfallen nicht berücksichtigt. Die Nummern entsprechen denen in Abb. 1 und 2, Abkürzungen siehe Seite 193.

TÜRKEI			FE	KS	Mi
Vilayet Ordu:					
1. Akkuş (Akkuş)	1200—1300 m	23.—25. 4. 1969	270	15	5
2. Ulubey (Ulubey)	800—1100 m	17. 5.— 3. 6. 1961	987	97	31
3. Yeşilce (Mesudiye)	ca. 1400 m	24.—28. 5. 1961			
		23.—25. 9. 1967	303	27	1
Vilayet Giresun:					
4. Biçik (Yavuzkemal)	1500 m	27. 6.— 1. 7. 1961	315	65	26
Vilayet Trabzon:					
5. Meryemana (Maçka)	1000—1300 m	9.—14. 6. 1961	327	57	20
Vilayet Rize:					
6. Rize (Rize) 100 m		3.— 4. 9. 1968	100	15	1
7. Ovit Yaylası (Ikizdere)	2300—2400 m	6.— 8. 9. 1967	66	13	13
8. Ülkü (Çamlıhemşin)	500 m	26.—31. 8. 1967			
		11.—14. 9. 1968			
		6.—12. 4. 1969	1070	80	14
9. Çat (Çamlıhemşin)	1150—1300 m	3.—13. 8. 1967			
		15.—21. 9. 1968			
		14.—18. 4. 1969	1230	171	37
10. Elevit (Çamlıhemşin)	1750—1900 m	15.—22. 8. 1967	380	42	32
11. Ayder Ilıcası (Çamlıhemşin)	1300—1350 m	28. 7.— 1. 8. 1967	340	20	3
Vilayet Artvin:					
12. Karanlık Meşe (Ardanuç)		15.—22. 6. 1961			
	1250—1500 m	4.— 5. 8. 1962	260	46	4
13. Kutul (Ardanuç)	2200—2400 m	15.—23. 7. 1962			
		10.—12. 8. 1962			
		3.— 5. 8. 1966	1104	149	82
Vilayet Kars:					
14. Paß Yalnızçam (Ardahan)		19.—21. 6. 1961			
	2300—2500 m	27. 7.—10. 8. 1962	1320	93	65
PERSIEN					
Provinz Gilan:					
15. Assalem (bei Hashtpar)	800—1250 m	16.—23. 7. 1968	620	34	6
Provinz Mazandaran:					
16. Weyser (südl. Nowshar)	1200 m	2.— 6. 8. 1968	470	43	2
17. Dasht Lateh (bei Pol-e-Sefid)	1400 m	23.—24. 8. 1968	66	8	2
Zusammen			9228	975	344

Leider ist die Schleiereule (*Tyto alba*) in Kleinasien nur sehr lokal verbreitet, noch dazu selten, und es mangelte an Zeit, um Gewölle von Waldkauz (*Strix aluco*) und Uhu (*Bubo bubo*) zu suchen, so daß ich auf das ergänzende Bild, das man mit Hilfe von Gewöllanalysen erhalten kann (z. B. JANOSSY und SCHMIDT 1970, NIETHAMMER 1970, STEINER 1961, WENDLAND 1970), verzichten mußte. Diese Ergänzung fehlt um so mehr, als es mir in der kurzen Zeit nicht möglich war, die vorhandenen Lebensräume auch nur einigermaßen zu erfassen; ich habe mich fast immer auf die optimalen Biotope beschränken müssen. Da ich ferner auf die wenigen Forstwege angewiesen war, kam ich meist in schon forstlich oder durch Weidewirtschaft beeinträchtigte Gebiete, so daß ich auch nur selten ungestörte Verhältnisse untersuchen konnte: Solche Ausnahmen betreffen die Aufenthalte in Biçik 1961, in Assalem und Weyser 1968 und teilweise in Çat 1967, 1968 und 1969.

Die Fallen wurden nicht ganz strenge in Trap-lines ausgelegt, was in Lebensräumen wie Bachbetten und Geröllhalden ja auch nicht möglich ist, und nach Möglichkeit zweimal täglich kontrolliert. Die erbeuteten Kleinsäuger wurden sofort nach Arten getrennt in Leinensäckchen und diese im Lager zusammen mit einigen Tropfen Chloroform in einen dicht schließenden Behälter gegeben. Die solcherart getöteten Ectoparasiten wurden gesammelt und Spezialisten zur Bearbeitung übergeben (KEPKA 1966, NEMENZ 1967); leider liegen gerade über die Flöhe noch keine gedruckten Ergebnisse vor (PEUS in Bearbeitung). Die Beute wurde in der bereits genau beschriebenen Art vermessen (STEINER 1968); ich will hier nur noch wiederholen, daß ich als Grenze von Rumpf und Schwanz den Punkt verwendete, an dem die Caudalwirbelsäule von außen frei ertastbar ist. Die Länge des Hinterfußes habe ich — wie in der Alten Welt üblich — ohne Krallen gemessen. Leider messen auch hier sammelnde Amerikaner (GOODWIN 1940, OSBORN 1962 und LAY 1967) dieses Maß mit den Krallen, so daß ihre Werte nicht vergleichbar sind. Ich habe alle Wühlmäuse selbst vermessen, auch die 1961 und 1962 von F. SPITZENBERGER gefangenen Exemplare.

Die statistische Signifikanz von Unterschieden wurde mit Hilfe von t-Tests geprüft. Als Vertrauensgrenze wurde $p = 1\%$ gewählt. Ein Abkürzungsverzeichnis findet sich am Ende der Arbeit.

Die Abundanzwerte wurden auf die Zahl der Falleneinheiten bezogen (1 Falleneinheit ist eine Falle pro Nacht), die Dominanzwerte auf die Gesamtzahl der im jeweiligen Lebensraum mit Mausfallen erbeuteten Kleinsäuger. Es handelt sich demnach in beiden Fällen um relative Werte.

Meinem Chef, Herrn Prof. Dr. RAINER SCHUBERT-SOLDERN, danke ich für die Erlaubnis, diese Arbeit an seinem Institut durchzuführen. Prof. SCHUBERT-SOLDERN hat mir viele Schwierigkeiten aus dem Wege geräumt. Herr Prof. Dr. FRANZ TUREK ermöglichte mir die Arbeit an der elektronischen Tischrechenmaschine seines Institutes.

Meine Frau Edith verhalf mir durch ihre türkischen und persischen Sprachkenntnisse zu vielerlei Information, und Herr Forstdirektor ALI DUDUHACIOĞLU (Rize) gab mir entscheidende Ratschläge für die Wahl von Untersuchungsgebieten.

Frau Dr. SPITZENBERGER (Wien) überließ mir Daten und Material über ostpontische Wühlmäuse, machte mich auf russische Literatur aufmerksam, übersetzte mir mehrere dieser Arbeiten und las das Manuskript kritisch durch. Fachliche Anregungen erhielt ich von den Herren Dr. K. BAUER (Wien), Prof. Dr. J. KRATOCHVIL (Brünn) und Dr. H. PAULUS (dzt. Wien). Meine Kollegen und Freunde Dr. A. HAIGER (Wien), J. HAVLIKOVA (Brünn), E. POHORALEK, Dr. A. POHL, M. SCHULZ und Dr. P. WEISH (alle Wien) halfen mir in uneigennütziger Weise. Frau Dr. ANGERMANN danke ich für die Untersuchungsmöglichkeit kaukasischer Pitymys besonders herzlich.

Finanzielle Unterstützung durch das Bundesministerium für Unterricht, den Österreichischen Forschungsrat, den Dr. h. c. Theodor-Körner-Stiftungsfonds und das Kulturamt der Stadt Wien ermöglichte meine Expeditionen. All diesen Einzelpersonen und Institutionen danke ich für ihre Hilfe herzlich.

3. Das Untersuchungsgebiet

3.1. Lage

Abb. 1 und 2 zeigen die Lage der nordosttürkischen und nordpersischen Orte, woher die hier bearbeiteten Wühlmäuse stammen, sowie die von mir bereisten Routen. Neun der vierzehn türkischen Fundorte liegen im Bereich der Feuchtwälder, einer an deren oberer Grenze und drei in der alpinen Zone. Nur ein, zudem nur oberflächlich untersuchter Ort, fällt ins Grenzgebiet der Trockenwälder. Alle drei Fundorte in Persien liegen im Bereich der Feuchtwälder.

Die türkischen Untersuchungsgebiete liegen zwischen 37° 02′ E und 42° 17′ E sowie 40° 26′ N und 41° 05′ N; dies entspricht etwa der geographischen Länge von Moskau und seiner östlichen Nachbarschaft und der Breite von Neapel. Die drei in Nordpersien untersuchten Wälder liegen zwischen 48° 55′ E und 53° 02′ E sowie 36° 05′ N und 37° 57′ N. Das heißt, daß dieses Gebiet etwa auf der Länge des westlichen Uralvorlandes und auf der Breite Siziliens liegt (Angaben nach „The Times Atlas of the World", London 1968).

3.2. Klima

Im ariden Südwestasien bilden die gebirgigen Gebiete, die im Luv der feuchten Luftströmungen am östlichen Schwarzmeer und südlich des Kaspischen Meeres liegen, auffallende Ausnahmen (Louis 1939, Rechinger 1951, Walter 1956). Da die klimatischen Bedingungen in den oben zitierten Werken ausführlich geschildert werden, kann ich mich mit einer kurzen Darstellung begnügen: Die meereszugewandten Hänge von Kaukasus, Pontus, Talysch und Elburs besitzen ein ozeanisch beeinflußtes Klima mit besonders hohen Niederschlägen, die gut auf das ganze Jahr verteilt sind. Die Temperaturminima liegen viel weniger tief als in den benachbarten kontinentalen Steppengebieten, entlang der Küste gibt es eine praktisch frostfreie Zone. Entlang von Flußdurchbrüchen kann der ozeanische Einfluß bis weiter ins Landesinnere reichen, während sonst an den Wasserscheiden eine scharfe Grenze besteht.

3.3. Vegetation

3.3.1. Die kolchischen Feuchtwälder

Mit Louis (1939) unterscheide ich innerhalb der kolchischen Feuchtwälder drei Zonen (Steiner, in Vorbereitung):

a) Die Zone kälteempfindlicher Vegetation, innerhalb der im Ostpontus Tee gepflanzt wird; sie reicht maximal bis etwa 600 m Höhe. Geschlossene Wälder sind in dieser Zone selten bis heute erhalten geblieben.

b) Die Zone mäßig winterharter Feuchtwälder. Sie ist schwer abzugrenzen und reicht etwas über 1000 m. Charakteristisch sind weite Edelkastanienwälder (*Castanea sativa*), ferner gedeiht hier noch *Buxus sempervirens*. Buche (*Fagus orientalis*) und Fichte (*Picea orientalis*) sowie Rhododendren spielen eine große Rolle.

c) Die Zone winterharter Feuchtwälder. Buche, Fichte und Rotföhre (*Pinus silvestris*) sind die wichtigsten Baumarten, wobei die Rotföhre an etwas trockeneren Stellen stockt.

Im wasserreichen Ostpontus fließen zahlreiche Bäche, die im Waldbereich meist von Erlen begleitet werden. Üppige Hochstaudenfluren gedeihen besonders in den oberen Abschnitten, wo der Wald etwas gelichtet ist; sie ziehen sich bis in die nächste hier zu besprechende Zone. Entlang von Wiesen und als Wegsicherung finden sich zahlreiche Legmauern.

3.3.2. Die alpine Zone des Ostpontus

Die natürliche Waldgrenze liegt im Ostpontus etwa bei 2300 m, darüber gibt es ausgedehnte Matten, die dort, wo sie nicht

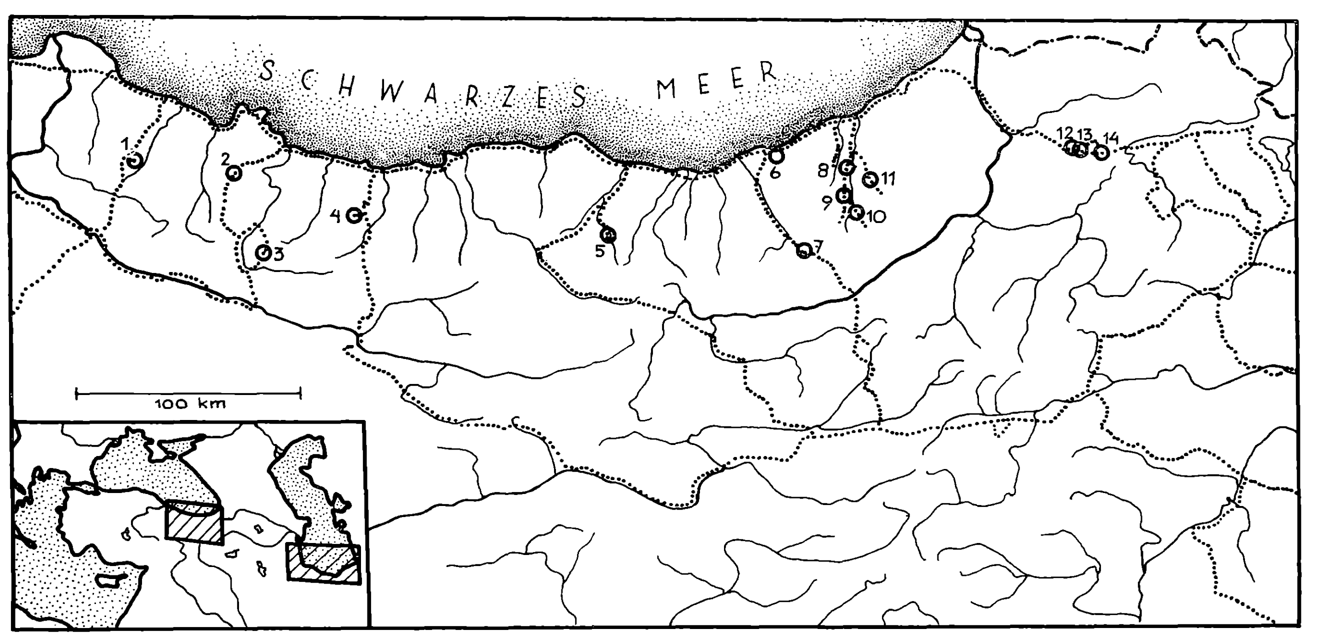


Abb. 1. Lage meiner Untersuchungsgebiete im Ostpontus (Kreise) und Reiserouten. Die Nummern beziehen sich auf Erklärungen in Tab. 1.

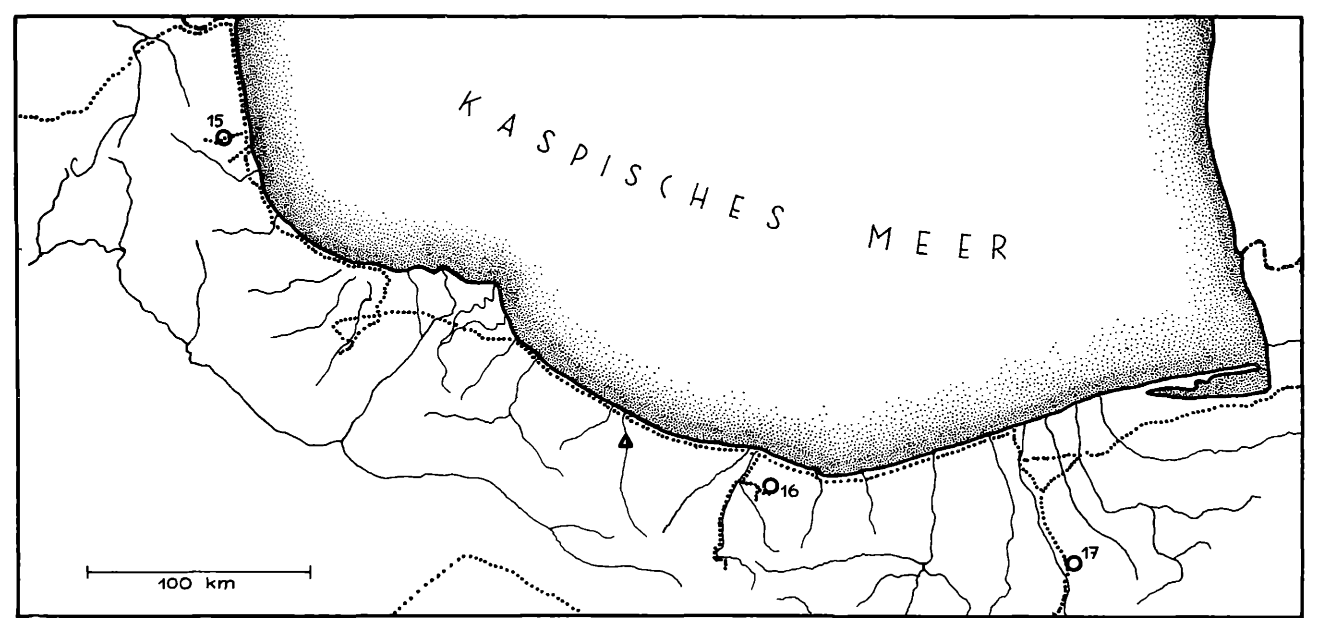


Abb. 2. Lage meiner Untersuchungsgebiete in Nordpersien (Kreise) und Reiserouten. Die Nummern beziehen sich auf Erklärungen in Tab. 1. Das Dreieck zeigt die Lage des vierten bekannten Fundortes von *Pitymys schelkovnikovi* in Iran.

überbeweidet sind, sehr üppig sein können. Im Bereich der Waldgrenze und etwas höher säumen die erwähnten Hochstaudenfluren die Bäche, an günstigen Stellen können sie sogar flächig auftreten. Moränen und Felstrümmerhalden sowie Legmauern sind bevorzugte Lebensräume der Schneemäuse des Gebietes.

3.3.3. Die hyrcanischen Feuchtwälder

Die hyrcanischen Feuchtwälder finden sich an den luvseitigen Abhängen des Talysch- und des Elbursgebirges. In den ausgedehnten Urwäldern fehlen alle Nadelbäume außer Eibe (*Taxus baccata*), *Juniperus* sp. und *Cupressus sempervirens*. Die orientalische Buche, Ahornarten (*Acer laetum* und *insigne*), Erlen und die endemische Eiche (*Quercus castaneifolia*) sind die wichtigsten Bäume. Ich habe nur in Höhen zwischen 800 und 1400 m gearbeitet.

4. Spezieller Teil

4.1. *Prometheomys schaposchnikovi* SATUNIN 1901

Material: 20 Ex. Kutul (Artvin), ca. 2200 m; davon 3 aus der Coll. FS.

4.1.1. Verbreitung und Systematik

Ich konnte seit der Entdeckung des einzigen türkischen Fundortes bei Ardanuç (SPITZENBERGER & STEINER 1964) keinen weiteren Nachweis erbringen. Ich suchte in folgenden drei Gebieten z. T. in Lebensräumen, die dem bei Ardanuç durchaus ähnelten, erfolglos nach der Art: 1966 am Paß Eğribel (2200 m) zwischen Giresun und Şebinkarahisar (Giresun), 1967 im Gebiet der Ovit Yayla (2300 m) zwischen Ikizdere und Ispir (Rize) und gleichfalls 1967 bei Elevit (Rize) (1800—2500 m). Nur am bereits bekannten Fundort erbeutete ich 1966 vier weitere Exemplare, die gut in das bisherige Bild passen. Damit liegt aus dem küstenparallelen Zug des Ostpontus weiterhin kein Nachweis dieser Reliktform vor. Tab. 2 gibt Variationsbreite, Mittel und Streuung einiger Schädel- und Körpermaße. Demnach ist ein Geschlechtsdimorphismus nur bei der Zygomatikbreite nachweisbar: Der sehr geringe Unterschied der Mittel beider Geschlechter (0,62 mm) ist bei $p = 1\%$ signifikant. Ein statistischer Vergleich mit Tieren aus dem Kaukasus ist mangels genauer Angaben nicht durchführbar, doch wurde schon von SPITZENBERGER & STEINER (1964) gezeigt, daß die Variationsbreiten der wichtigsten Maße so gut übereinstimmen, daß das gesamte Areal der monotypischen Gattung von einer einzigen Rasse bewohnt werden dürfte. Auch die

Tabelle 2. Mittel und Streuungsmaße einiger Körper- und Schädelmerkmale von adulten *Promethe-omys schaposchnikovi* aus Kutul, Artvin.

	KR		HF		CB		Zyg.		SH	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
n	10	8	10	8	10	8	10	8	10	8
$\bar{x}$	135,9	134,7	21,91	21,53	32,29	31,56	18,67	18,05	11,69	11,58
Min.	128	128	20,4	20,0	31,4	29,9	17,9	17,6	11,5	11,1
Max.	146	146	23,4	23,2	33,2	32,6	19,2	18,4	11,9	12,0
s	5,88	5,23	1,083	1,014	0,576	0,910	0,424	0,342	0,119	0,269
v	4,3	3,8	4,94	4,70	1,78	2,88	2,27	1,89	1,02	2,32
t	0,44		0,75		1,97		3,43		1,00	
df	16		16		16		16		16	
p	n. s.		n. s.		n. s.		1,0%		n. s.	

Schädel- und Molarenstruktur ist gut bekannt (VINOGRADOV 1926, OGNEV 1950) und offenbar im gesamten Areal weitgehend identisch; für eine genauere Bearbeitung fehlt Vergleichsmaterial.

Die Stellung von *Prometheomys* im System der Microtinae haben zuletzt MATTHEY (1958) und VORONZOV (1966) diskutiert. Ich stimme auf Grund der Spermienstruktur von *Prometheomys* (STEINER, in Vorbereitung) ihrem Ergebnis, daß die Gattung mit *Ondatra* in die Tribus Fibrini zu stellen sei, bei.

4.1.2. Ökologie

Bei Kutul auf Weiden und Mähwiesen nahe am Waldrand zwischen 2200 und 2400 m lebend. Die natürliche Waldgrenze dürfte im Gebiet bei 2400 m liegen. Die Baue liegen an nicht zu trockenen und nicht zu flachgründigen Stellen (nähere Angaben siehe SPITZENBERGER & STEINER 1964). Über die Dichte kann man keine quantitativen Angaben machen, da die Fallen unmittelbar in die Gänge gestellt wurden. Die Art lebt an zusagenden Standorten in Kolonien.

4.2. *Clethrionomys glareolus ponticus* THOMAS 1906

Material: 17 Ex. Biçik, 1500 m (Giresun), davon 9 aus der Coll. FS, ferner 1 Ex. Çat 1250 m (Rize).

4.2.1. Systematik

Eine isoliert lebende Rasse der Rötelmaus, die in der Färbung von Westen nach Osten mit zunehmender Feuchtigkeit dunkler wird. Tab. 3 gibt einige wesentliche Maße (nach SPITZENBERGER & STEINER 1962) und deren Streuung an.

Tabelle 3. Mittel und Streuungsmaße von Körper- und Schädelmerkmalen bei adulten *Clethrionomys glareolus* aus Biçik (Giresun).

	KR	Schw	HF	Ohr	CB	Zyg.	SH	OZR
n	13	13	13	13	7	7	6	11
$\bar{x}$	103,5	56,4	18,50	14,91	24,99	13,90	9,47	5,10
Min.	96	51	18,0	14,0	24,0	13,1	9,2	4,5
Max.	108	63	19,5	16,3	25,6	14,3	9,7	5,6
s	3,43	4,13	0,441	0,733	0,630	0,416	0,225	0,326
v	3,31	7,33	2,38	4,91	2,52	2,99	2,37	6,38

4.2.2. Verbreitung und Ökologie

Die Rötelmaus ist in Mitteleuropa die häufigste waldlebende Wühlmaus, weswegen man erwarten könnte, daß sie auch in den Wäldern des Pontus gleichmäßig verbreitet und häufig sei. Ein Blick auf die Verbreitungskarte in OSBORN 1962 scheint dies zu bestätigen: Neben zwei Fundorten im Uludağ-Gebiet verzeichnet diese Karte sieben Fundorte im West- und vier im Ostpontus, ferner den einzigen aus Georgien bekannten. Zwei ostpontische Fundorte übernahm OSBORN jedoch von OGNEV (1950), der neben der terra typica Meryemana (Trabzon) offenbar von NEUHÄUSER (1936b) übernommene Nachweise falsch lokalisierte; ferner stellt OSBORN eine weitere Lokalität auf der Karte dar, die er im Text nicht erklärt. Somit ist die Verbreitung im Ostpontus wie folgt zu korrigieren: Neben der terra typica gibt es nur zwei Fundorte: Biçik (Giresun, SPITZENBERGER & STEINER 1962) und Çat (Rize, STEINER leg.) (Tab. 1). Tab. 4 gibt Abundanz- und Dominanzwerte dieser Fänge an. In sieben anderen Waldgebieten fing sich keine Rötelmaus in

Tabelle 4. Abundanz und Dominanz der Rötelmaus im Ostpontus.

	FE	absolute Zahlen	Abundanz	Dominanz
Biçik 1500 m	315	17	5,40	26,15
Çat 1250 m	1230	1	0,081	0,55

3354 FE, da ich vorwiegend in bachnahen Biotopen, wo *Microtus roberti* häufig ist, Fallen stellte. Die Rötelmaus leidet offenbar besonders unter der Konkurrenz des größeren *Microtus roberti*. Die Konkurrenz mit *Pitymys majori* dürfte weniger bedeutend sein, denn im Westpontus kann sie sich neben ihm offenbar besser behaupten.

Im Westpontus fing OSBORN die Art in Laubmischwäldern von Seehöhe bis 200 m Höhe und in Mischwäldern mit Buche, Fichte und Föhren im Gebirge. Bei Biçik überwiegt im Wald die Fichte (*Picea orientalis*), bei Çat bildet diese gemeinsam mit Buche (*Fagus orientalis*) die wichtigste Baumart.

4.3. Die Gattung *Pitymys* McMURTRIE 1831

Anders als früher (SPITZENBERGER & STEINER 1962), halte ich heute mit KRATOCHVIL (1964) *Pitymys* nicht für ein Subgenus von *Microtus*, sondern für eine selbständige Gattung. Deren systematische Gliederung im Bereich des Pontus, des Kaukasus sowie des Talysch und Elbursgebirges ist schwierig und wird nicht in ein-

helliger Weise durchgeführt. Auf der einen Seite wird von einigen Autoren (OSBORN 1962, v. LEHMANN 1966) noch immer mit ELLERMAN (1948) und ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) die Meinung vertreten, daß alle Angehörigen der Gattung *Pitymys* aus dem umschriebenen Raume zu *subterraneus* zu stellen seien. Diese Gliederung läßt auch z. B. den südalpinen *Pitymys multiplex* nicht als valid erscheinen, dessen Chromosomenzahl inzwischen mit 48 von der des *subterraneus* (54) als verschieden bekannt wurde (MATTHEY 1955, 1956) und der in vielen anderen Merkmalen (Schädel massiver und höher, bedeutendere Körpergröße) so deutlich von *subterraneus* abweicht, daß an seiner Selbständigkeit nicht zu zweifeln ist (BAUER 1962, KRATOCHVIL 1964, 1970). Bei dieser Gelegenheit ist darauf hinzuweisen, daß die bei SPITZENBERGER & STEINER (1962) nach einer mündlichen Mitteilung von BAUER erfolgte Angabe, *P. multiplex* hätte 3 Paar Zitzen, auf einem Irrtum beruht. Die Art hat nur 2 Paar inguinaler Zitzen (KRATOCHVIL 1964 und eigene Nachprüfung österreichischen Materials im Naturhistorischen Museum Wien).

Andererseits hat z. B. schon NEUHÄUSER (1936b) die Eigenständigkeit von *Pitymys majori* erkannt, und SPITZENBERGER & STEINER (1962) betonen sie neuerlich. Über *Pitymys majori* hinaus wird neuerdings aber noch *P. schelkovnikovi* als eigene Species angesehen (ALEKPEROV 1959, GROMOV et al. 1963, KRATOCHVIL 1964, 1970) und OGNEV teilte 1950 Fakten mit, die auch für *daghestanicus* eine Selbständigkeit vermuten lassen: *P. daghestanicus* unterscheide sich in der Schädelstruktur deutlich von *majori* und besitze in dessen Areal an mehreren Stellen Vorkommen. SCHIDLOVSKI endlich betrachtete *daghestanicus* schon 1938 als eigene Art. 1961 stellten SPITZENBERGER und ich in einer ersten Analyse fest, daß *P. daghestanicus* auch im Gebiet des Yalnızçam-Gebirges vorkommt (unpubl.). Nach der Literatur und nach meinen Erfahrungen lassen sich bei Außerachtlassung der subspezifischen Gliederung für die drei Formen folgende Charakteristika und Areale angeben:

Pitymys majori THOMAS 1906

Terra typica: Sumela, das heutige Meryemana im Vilayet Trabzon.

Beschreibung: Große, langschwänzige Art mit 2 Paar inguinalen und 1 Paar pectoralen Zitzen, komplexem M_1 und M^3, Tendenz zur Bildung einer „*agrestis*"-Schlinge an M^2 und der Tendenz zur Öffnung von Schmelzfaltendreiecken an mehreren Zähnen, wie schon der Beschreiber treffend bemerkte. Chromosomenzahl, wie bei den beiden anderen Formen, unbekannt.

Verbreitung: Kaukasus und Transkaukasien. Im Ostpontus von den Wäldern des Yalnizçam nach Westen bis ins Vilayet Ordu. Über die systematische Stellung der westlich davon, bis zum Uludağ (Bursa), vorkommenden *Pitymys* kann ich mir keine abschließende Meinung bilden.

Ökologie: Im Ost- und Westpontus Waldbewohner. Ob an der Südseite des Gebirges in Feldhecken (Mesudiye, Ordu), im Vilayet Rize in Legmauern oberhalb der (künstlich gedrückten) Waldgrenze und im Westpontus, wie Osborn (1962) berichtet, in offenes Land eindringende *Pitymys* hierher gehören, ist ungewiß (s. o.). Im Kaukasus von den Vorbergen bis in die Region der alpinen Matten vorkommend; auch diese Angaben könnten sich z. T. auf die nächste Form beziehen.

Pitymys daghestanicus (Schidlovski 1919)

Terra typica: Karda, Gunibsker Gebiet, Dagestan.

Beschreibung: Kleiner und zarter als *majori*, vor allem ist der Schädel flacher und schmäler. Besitzt wie *majori* 3 Paar Zitzen. $M_{\overline{1}}$ und $M^{\underline{3}}$ weniger komplex, im allgemeinen sind die Schmelzfalten spitzer, und die Zähne wirken etwas schmäler.

Verbreitung: Ein geschlossenes Areal in Dagestan, Sowjetisch-Armenien und Sowjetisch-Azerbaidschan, nach Ognev (1950) aber in Georgien, Nord-Ossetien und im Kaukasus-Nationalpark im Areal von *majori* eingesprengt vorkommend.

Ökologie: Bewohner offener Landschaften, besonders von Bergwiesen und Getreidefeldern; ob im Agdaschsker Bezirk in Niederungen vorkommend, ist fraglich (Schidlovski 1938, Vereschtschagin 1949). Stärker subterran als *majori*.

Pitymys schelkovnikovi (Satunin 1907)

Terra typica: Dzi, Bezirk Lenkoran.

Beschreibung: Die größte der drei Formen. Der Schädel ist noch etwas höher und gewölbter als der von *majori*, die Schmelzfalten breit und gerundet, $M_{\overline{1}}$ und $M^{\underline{3}}$ noch komplizierter als bei *majori*, die „*agrestis*“-Schlinge am $M^{\underline{2}}$ und auch am $M^{\underline{1}}$ die „*exsul*“-Schlinge z. T. deutlich ausgebildet, aber nie abgeschnürt. 4 Paar Zitzen, Schwanz viel kürzer als bei *majori*.

Verbreitung und Ökologie: Wälder des Talysch- und Elbursgebirges.

In den folgenden Kapiteln will ich versuchen, die Beziehungen der drei Formen zu klären. Ich werde den Terminus „Art“ dabei zunächst vermeiden und statt dessen den taxonomisch neutralen

Begriff „Form“ verwenden. Da bisher meines Wissens kein vorderasiatischer *Pitymys* einer cytologischen Untersuchung oder einem Kreuzungsversuch zugeführt wurde, muß sich die Analyse auf eine Prüfung struktureller Merkmale unter Berücksichtigung von Verbreitung und Ökologie beschränken.

4.3.1. *Pitymys majori* THOMAS 1906 und *Pitymys daghestanicus* (SCHIDLOVSKI 1919)

Derzeit liegt mir von diesen beiden Formen folgendes Material vor:

	Bälge	Schädel
Kerngebiet der ostpontischen Feuchtwälder	34	53
Feuchtwälder im Yalnızçam	1	3
Obere Waldgrenze des Yalnızçam	14	28
Alpine Matten des Yalnızçam	22	39
Randgebiete des Ostpontus im Süden und Westen	2	5
Zusammen	73	128

Davon entstammen 59 Exemplare der Coll. FS und 8 Exemplare der Coll. USNM. Ferner durfte ich 1964 39 *Pitymys*, die R. ANGERMANN im Kaukasus sammelte und 1 Stück aus dem Westpontus (BZM) untersuchen und sah 4 aus dem Westpontus (USNM). Insgesamt sind dies 172 Exemplare.

4.3.1.1. Größe und Proportionen des Schädels

Schädel adulter *Pitymys majori* und *daghestanicus* unterscheiden sich auf den ersten Blick deutlich. So ist die Interorbitalregion bei *majori* gerundeter, mit nur bei den älteren Tieren undeutlich sichtbaren Cristae, bei *daghestanicus* ist die Einschnürung stärker, die Cristae treten deutlich hervor und können bis auf etwa 1,0 mm genähert sein. Auch die Schädelkapsel ist bei *daghestanicus* schmäler und wirkt kantiger, die Jochbögen sind nicht so ausladend wie bei *majori* und machen einen eckigeren Eindruck: Die Vorderkante des Processus jugalis ossis maxillaris zieht zunächst ganz kurz nach vorne, um dann schräg nach außen umzubiegen und bis zur Sutura jugo-maxillaris relativ gestreckt zu verlaufen. Hier erfolgt wieder eine deutliche Krümmung, worauf die Jochbögen ziemlich parallel nach hinten verlaufen. Bei *majori* sind die Jochbögen gleichmäßig gerundet, und auch der Vorderrand des Proc. jugalis ossis maxillaris zieht gleich nach der Seite oder gar nach hinten, die Jochbogenbreite ist bedeutender. Ferner ist *daghestanicus* etwas prognather als *majori*, die Incisivi sind meist von oben deutlich zu sehen, bei *majori* ist dies seltener der Fall.

Im Profil sind Schädel von *P. daghestanicus* deutlich flacher. Während sie im Rostralbereich denen von *majori* sehr ähneln, sind sie im Gebiet der Frontalia leicht konkav, die Profillinie steigt von hier rostrad zur Sutura fronto-nasalis kurz, aber deutlich an. Die Occipitalregion ist niederer, die Bullae auditorii sind etwas kleiner als bei *majori*. Insgesamt gesehen ist der Schädel von *daghestanicus* kleiner, zarter und eckiger als der von *majori* (Photos 1—6).

Schädel junger Tiere zeigen die geschilderten Unterschiede oft noch nicht so deutlich, meist sind sie jedoch angedeutet.

Um einen biometrischen Vergleich durchführen zu können, wurden vom Gesamtmaterial außer der Condylobasallänge 10 Schädelmaße genommen und jedes dieser Maße in Korrelationsskizzen mit ersterer in Beziehung gesetzt. Für diese Diagramme wurden zunächst nur eindeutige *P. majori* aus den Feuchtwäldern und eindeutige *P. daghestanicus* aus dem Kerngebiet der alpinen Matten des Yalnızçam verwendet. Es zeigte sich, daß zwei Merkmale, nämlich Schädelhöhe (SH) und Schädelbreite (SB), mit zunehmendem Alter nur mehr wenig wachsen, während die Interorbitalbreite bei *daghestanicus* im Alter sogar etwas schmäler zu werden scheint (Abb. 3, 4, 5). Tatsächlich ist der Durchschnitt der Interorbitalbreite (IO) bei alten *P. daghestanicus*, bei ♂♂ und ♀♀ gesondert berechnet, etwas niederer als bei subadulten und juvenilen, wie

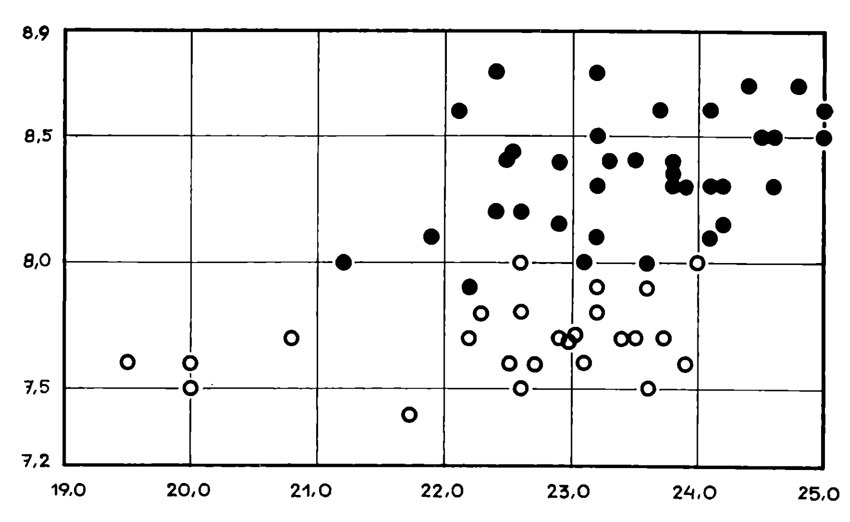


Abb. 3. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Schädelhöhe (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei *Pitymys majori* (schwarze Punkte) und *P. daghestanicus* (Ringe).

11,3
11,0
10,5
10,0
9,5
9,0
19,0 20,0 21,0 22,0 23,0 24,0 25,0

Abb. 4. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Schädelbreite (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei *Pitymys majori* (schwarze Punkte) und *P. daghestanicus* (Ringe).

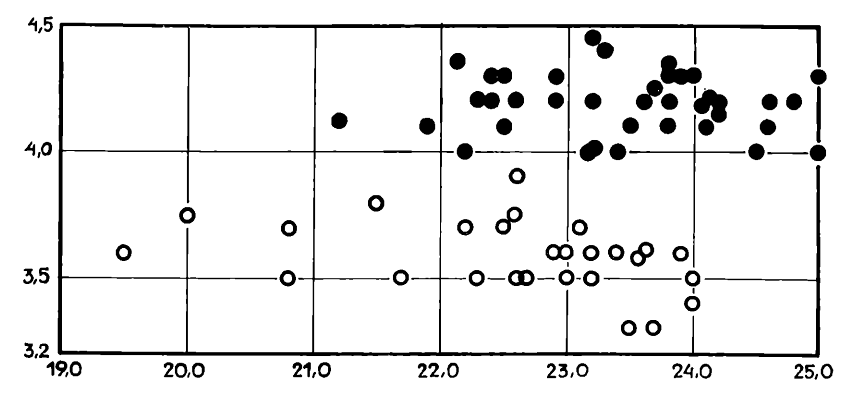
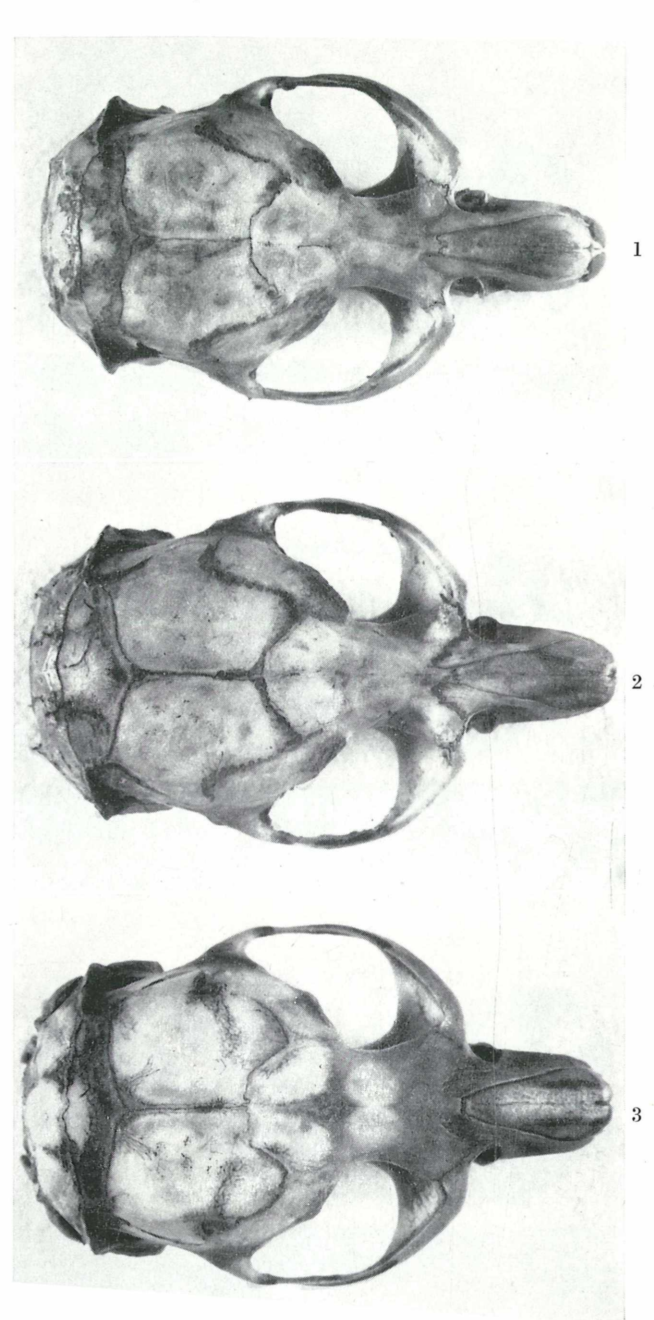
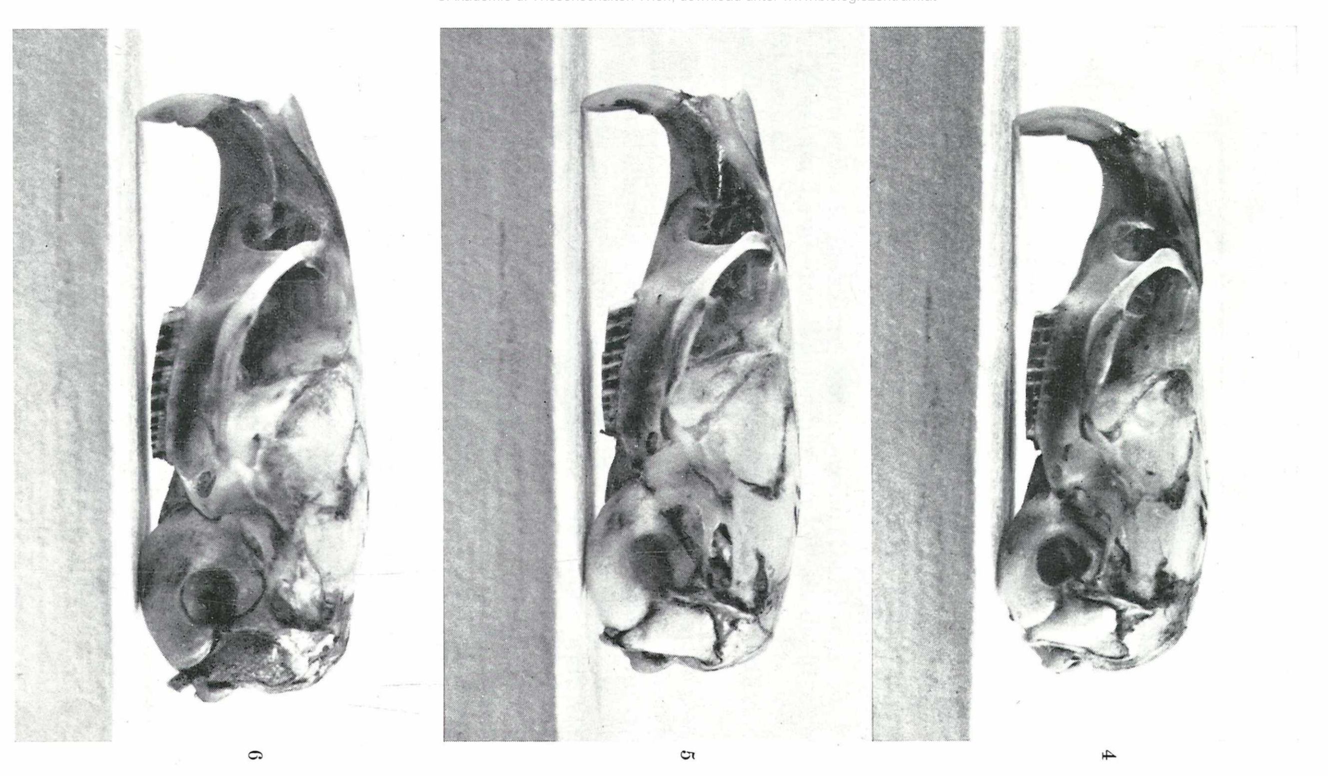


Abb. 5. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Interorbitalbreite (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei *Pitymys majori* (schwarze Punkte) und *P. daghestanicus* (Ringe).



Fotos 1—3. Schädel von *Pitymys daghestanicus* (61 330), *P. majori* (61 307) und *P. schelkovnikovi* (68 415) in Aufsicht. (Von oben nach unten.)



Fotos 4—6. Schädel von *Pitymys daghestanicus* (61 330), *P. majori* (61 307) und *P. schelkovnikovi* (68 440) in Lateralansicht. (Von oben nach unten.)

Tabelle 5. Vergleich der Interorbitalbreiten adulter und juveniler + subadulter *Pitymys daghestanicus* und Prüfung der Differenz mittels t-Tests.

	♂♂ ad	♂♂ subad + juv	♀♀ ad	♀♀ subad + juv
x̄	3,51	3,60	3,50	3,60
t	1,31		1,41	
df	17		15	
p	n. s.		n. s.	

Tab. 5 zeigt. Diese Differenz ist allerdings statistisch nicht gesichert und besteht bei *P. majori* nicht. Mastoidbreite (Mast, Abb. 6), Zygomatikbreite (Zyg) und Diastem (Dia) nehmen mit ansteigender CB hingegen stark zu. Von den restlichen Merkmalen verändern sich die maxillare Molarenreihe (OZR) und die Rostralhöhe (RH) im Laufe des Wachstums stärker als die Rostralbreite (RB) und die Schädelhöhe ohne Bullae; ich verzichte jedoch auf eine Wiedergabe der diesbezüglichen Diagramme im Rahmen dieser Arbeit.

In meinen Diagramm-Entwürfen habe ich die beiden Geschlechter unterschieden und außerdem bei den Merkmalen Condylobasallänge, Schädelbreite, Schädelhöhe und Interorbitalbreite mit Hilfe von t-Tests geprüft, ob ein Geschlechtsdimorphismus vorliegt: danach sind alle Unterschiede zufällig und liegen weit von jeder Sicherheit entfernt, mit Ausnahme der Schädelhöhe, die bei ♂♂ von *P. daghestanicus* geringfügig größer ist, wo die Differenz aber auch sehr schwach gesichert erscheint (Tab. 6). Auch diese Unterschiede zwischen den Geschlechtern sind aber viel geringer als diejenigen

Tabelle 6. Geschlechtsdimorphismus in der Schädelhöhe bei *Pitymys daghestanicus* und Prüfung der Differenzen mittels t-Tests.

	♂♂ ad + subad + juv	♀♀ ad + subad + juv	♂♂ ad	♀♀ ad
x̄	7,75	7,64	7,86	7,66
t	1,83		3,09	
df	22		8	
p	n. s.		1 %	

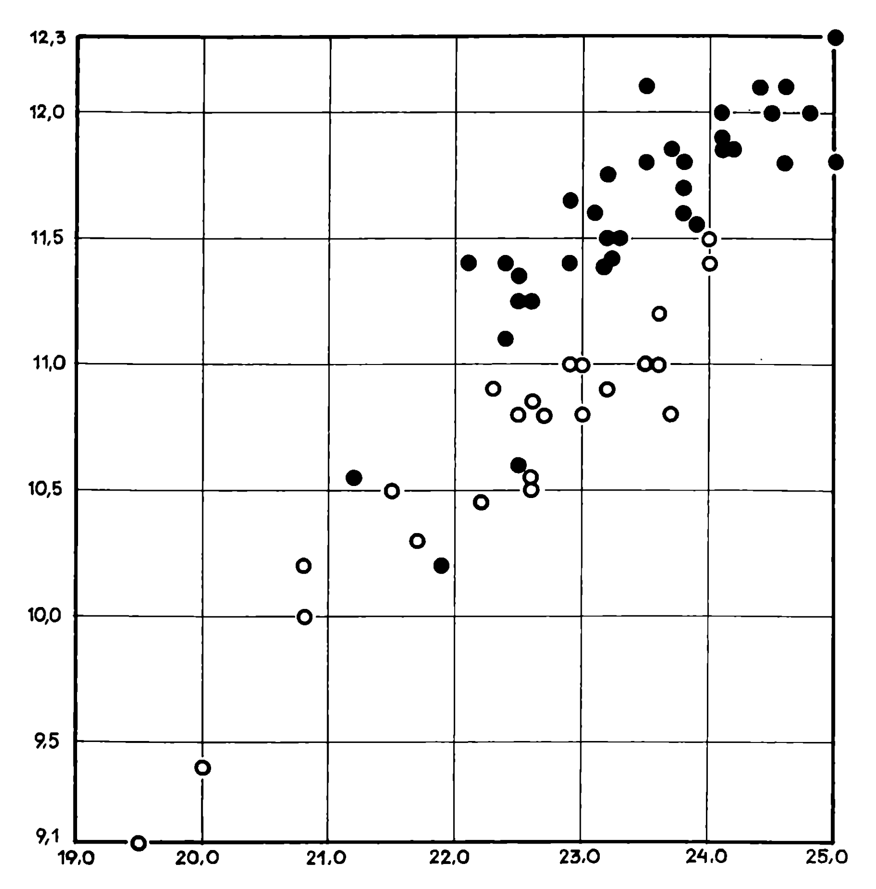


Abb. 6. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Mastoidbreite (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei *Pitymys majori* (schwarze Punkte) und *P. daghestanicus* (Ringe).

zwischen den beiden verglichenen Formen, weshalb sie bei dieser Analyse vernachlässigt wurden.

Bei Außerachtlassung des Alters lassen sich also *Pitymys* der alpinen Matten des Yalnızçam von denen der Feuchtwälder der Nordosttürkei bei Korrelierung der CB einmal mit der IO (Abb. 5) und dann mit der SB (Abb. 4) vollständig trennen; der Hiatus ist jedoch schmal. Die Kombination von CB und SH (Abb. 3) erlaubt gleichfalls eine Trennung der meisten Individuen. Bei Kombination der Merkmale IO und SB (Abb. 7) oder SB und SH (nicht wieder-

gegeben) erscheint der Hiatus bedeutend breiter. Trägt man in die erwähnten Abbildungen jedoch die Werte der Tiere aus der Kontaktzone von Wald und alpinen Weiden ein (der Übersichtlichkeit wegen wurde außer bei Abb. 7 darauf verzichtet; die entsprechenden Korrelationsdiagramme befinden sich jedoch in meinem Besitz), so fallen diese zu einem großen Teil in den Variationsbereich von *daghestanicus* und einzelne Individuen in den von *majori*. Einige Exemplare liegen jedoch im Zwischenbereich (Abb. 7): Es gilt im folgenden vor allem zu prüfen, ob man bei Kombination von mehr

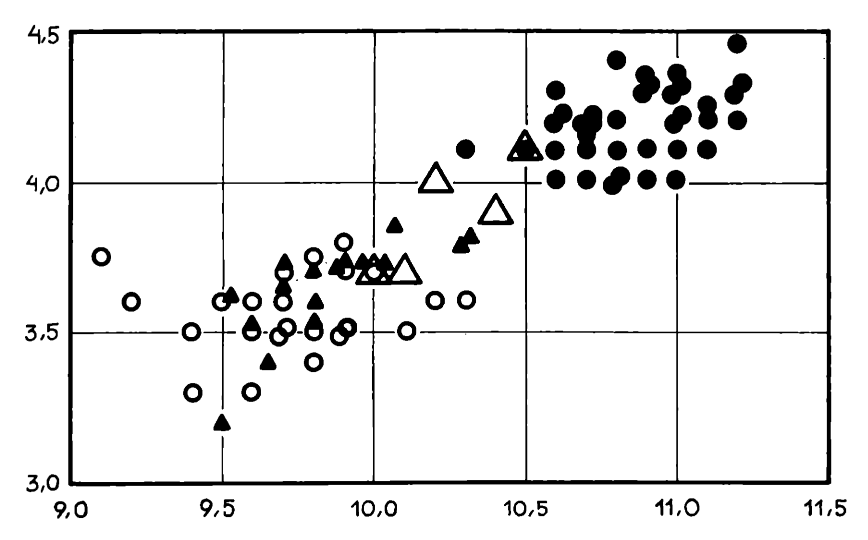


Abb. 7. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Interorbitalbreite (Ordinate) und Schädelbreite (Abszisse) bei *Pitymys majori* (schwarze Punkte) und *P. daghestanicus* (Ringe) sowie bei *Pitymys* aus dem Kontaktgebiet, wobei die adulten Exemplare mit großen weißen Dreiecken, die übrigen mit kleinen schwarzen Dreiecken gekennzeichnet sind.

als zwei Merkmalen diese Individuen eindeutig einer der beiden Gruppen zuordnen kann.

Larina & Golikova (1959) haben in normalen Korrelationsdiagrammen zusätzlich durch verschieden lange Striche an den die Individuen darstellenden Punkten weitere Merkmale, in Klassen normiert, dargestellt. Amtmann (1965) und Steiner (1968) haben die Variationsbreite mehrerer Merkmale in Größenklassen unterteilt und die Kennziffern der Größenklassen, in die diese Merkmale fielen, pro Individuum summiert und so einen Charakterindex erhalten.

All diese Untersuchungen wurden an *Apodemus* durchgeführt, wo eine ungefähre Altersbestimmung an Hand der Zahnabkauung möglich ist. Im vorliegenden Falle ist eine solche erstens nur schwer möglich, und dann würde durch eine Beschränkung auf ganz alte (überwinterte) Tiere das Material so eingeengt werden, daß Übergangsindividuen dadurch unter Umständen eliminiert werden könnten. Ich habe daher versucht, die drei wenig oder nicht altersabhängigen Schädelmaße, nämlich Interorbitalbreite, Schädelhöhe und Schädelbreite, für einen solchen Index zu verwenden. Ich habe die Klassengröße jedes Einzelmerkmals seiner Gesamtgröße ange-

Tabelle 7. Klassengrenzen des Index, der zur Trennung von *Pitymys majori* und *P. daghestanicus* verwendet wurde.

Indexklasse	Schädelbreite	Schädelhöhe	Interorbitalbreite
6			4,5
5			4,4
4	11,1—11,2	8,7—8,8	4,3
3	10,9—11,0	8,5—8,6	4,2
2	10,7—10,8	8,3—8,4	4,1
1	10,5—10,6	8,1—8,2	4,0
0	10,3—10,4	7,9—8,0	3,9
—1	10,1—10,2	7,7—7,8	3,8
—2	9,9—10,0	7,5—7,6	3,7
—3	9,7— 9,8	7,3—7,4	3,6
—4	9,5— 9,6	7,1—7,2	3,5
—5	9,3— 9,4		3,4
—6	9,1— 9,2		3,3
—7			3,2

paßt und die Klassen so gelegt, daß Angehörige von *P. daghestanicus* einen negativen, Angehörige von *majori* einen positiven Indexwert erhalten müssen, während Individuen aus dem Überschneidungs- bzw. Zwischenbereich einen Index um Null erhalten (Abb. 8, Tab. 7).

Die so erhaltenen Indices habe ich mit der Hinterfußlänge in Beziehung gesetzt (Abb. 9); das schon erwähnte Phänomen ist nun noch deutlicher zu sehen: Weit getrennt sind die Punkteschwärme von *P. daghestanicus* und *majori* aus Gebieten, wo sie alleine vorkommen. Tiere aus der Kontaktzone füllen den Zwischenraum weit

gestreut aus bzw. fallen in die Variationsbreite von *daghestanicus*. Das gleiche Bild zeigen die Diagramme, die Index und CB, sowie jene, die das Produkt von SB und SH mit der Interorbitalbreite bzw. CB kombinieren (alle hier nicht wiedergegeben): Immer fällt die Zwischenstellung einiger Tiere aus dem Kontaktgebiet und ihre eigenartige Merkmalskombination auf:

Wie in den Abb. 3—6 zu sehen ist, erreicht *P. majori* eine höhere Endgröße. Es erscheint daher sinnvoll, zwei Schädelmaße mit spätem Wachstumsabschluß unter alleiniger Verwendung alter Tiere in ein Korrelationsdiagramm einzutragen, um zu sehen, ob dann manche Tiere aus der Kontaktzone wieder eine untermediäre Stellung einnehmen. Es wurde daher versucht, alte Individuen auszusuchen, was bei Microtinen bekanntlich schwierig ist. Es wurden als alt betrachtet:

1. alle überwinterten Tiere im April, d. h. alle Apriltiere bis auf eines, das sichtlich aus einem Spätwurf im Herbst oder aus dem Winter stammte. Wie sich herausstellte, sind diese Exemplare noch deutlich kleiner als später im Jahr gefangene (Abb. 9);

2. alle überwinterten Tiere von Mitte Mai bis Ende Juni, die in diesem Zeitraum von den diesjährigen gut unterscheidbar sind;

3. alle Tiere aus dem Sommer, die breit ausgeformte Jochbögen besitzen; sie stammen ebenfalls aus dem Vorjahr;

4. die wenigen überwinterten Tiere, die im September noch leben, zusammen mit Abkömmlingen des ersten Frühjahrswurfes, die ebenfalls bereits markant geformte Schädel besitzen.

Zygomatikbreite und Condylobasallänge der so ausgesuchten alten Tiere wurden auf ihre Abhängigkeit geprüft (Abb. 10), da anzunehmen war, daß gerade diese Maße, die bis ins späte Alter zunehmen, die Differenzierung der Schädelgröße zwischen den beiden Formen gut demonstrieren werden. In der Tat sind die beiden Punkteschwärme deutlich getrennt, doch fällt ein im April erbeutetes Exemplar von *P. majori* durch seinen kurzen Schädel auf; auch die anderen Apriltiere liegen im unteren Bereich von *majori* (in Abb. 10 durch kleine Punkte hervorgehoben). Interessanterweise fallen die Angehörigen der im Kontaktgebiet lebenden Populationen entweder in den einen oder anderen Punkteschwarm. Daran mag einerseits ein durch die geringe Zahl ($n = 5$) dieser Tiere bedingter Zufall schuld sein, andererseits aber zeigt Abb. 7, daß dieselben fünf adulten Wühlmäuse bei Betrachtung anderer Merkmale durchaus nicht in die Punkteschwärme der beiden Ausgangsgruppen fallen, daß sie also die Merkmale dieser beiden Gruppen in verschiedener Weise kombinieren.

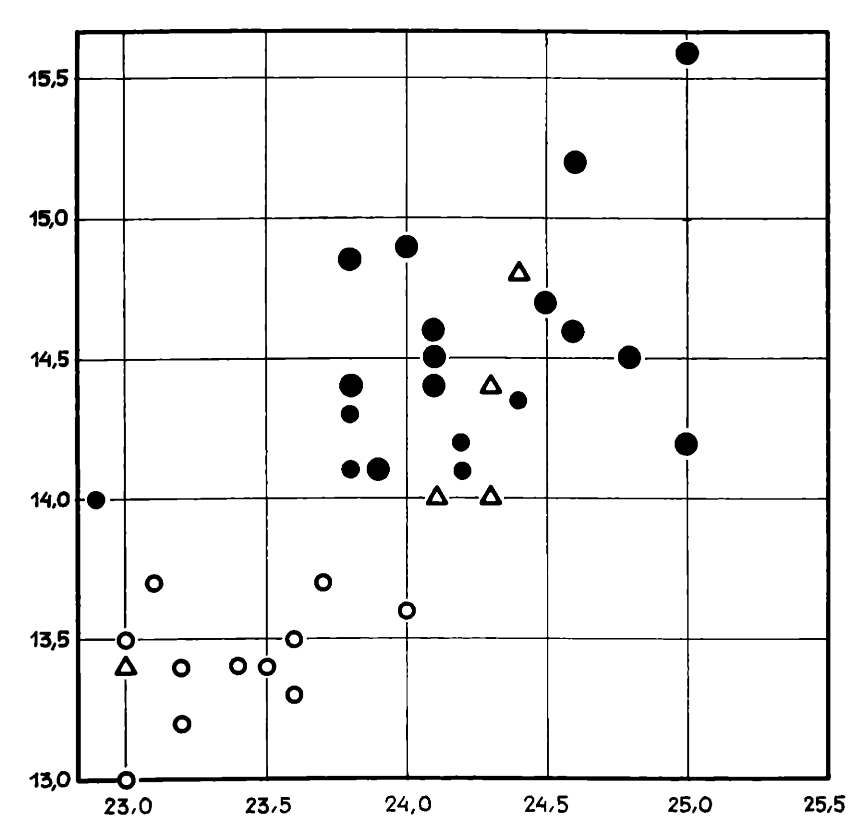


Abb. 10. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Zygomatikbreite (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei adulten *Pitymys majori* (schwarze Punkte) und *P. daghestanicus* (Ringe) sowie bei *Pitymys* aus dem Kontaktgebiet (Dreiecke). Bei *P. majori* sind sechs überwinterte Exemplare aus dem April durch kleinere Punkte hervorgehoben.

Aus den bisher gewonnenen Ergebnissen geht klar hervor, daß:

1. im Gebiet des Pontus zwei Formen von *Pitymys* nach ihrer Interorbitalbreite, der Breite und Höhe des Schädels sowie nach ihrer Hinterfußlänge unterscheidbar sind. Die Unterschiede sind besonders deutlich, wenn man die drei genannten (fast altersunabhängigen) Schädelmerkmale in einem Index kombiniert. Auch die Condylobasallänge und die Zygomatikbreite helfen innerhalb der alten Tiere die beiden Formen zu unterscheiden.

Abb. 8. Variation von Interorbitalbreite (oben), Schädelhöhe (Mitte) und Schädelbreite (unten) bei *Pitymys daghestanicus* (ausgezogene Kurve) und *P. majori* (strichlierte Kurve). Die Variation der Population aus dem Kontaktgebiet bei Kutul ist punktiert dargestellt. Eingezeichnet sind ferner die Klassengrenzen des Trennungsindex, um zu zeigen, wie die Klasse „0" in den Überschneidungsbereich gelegt wurde.

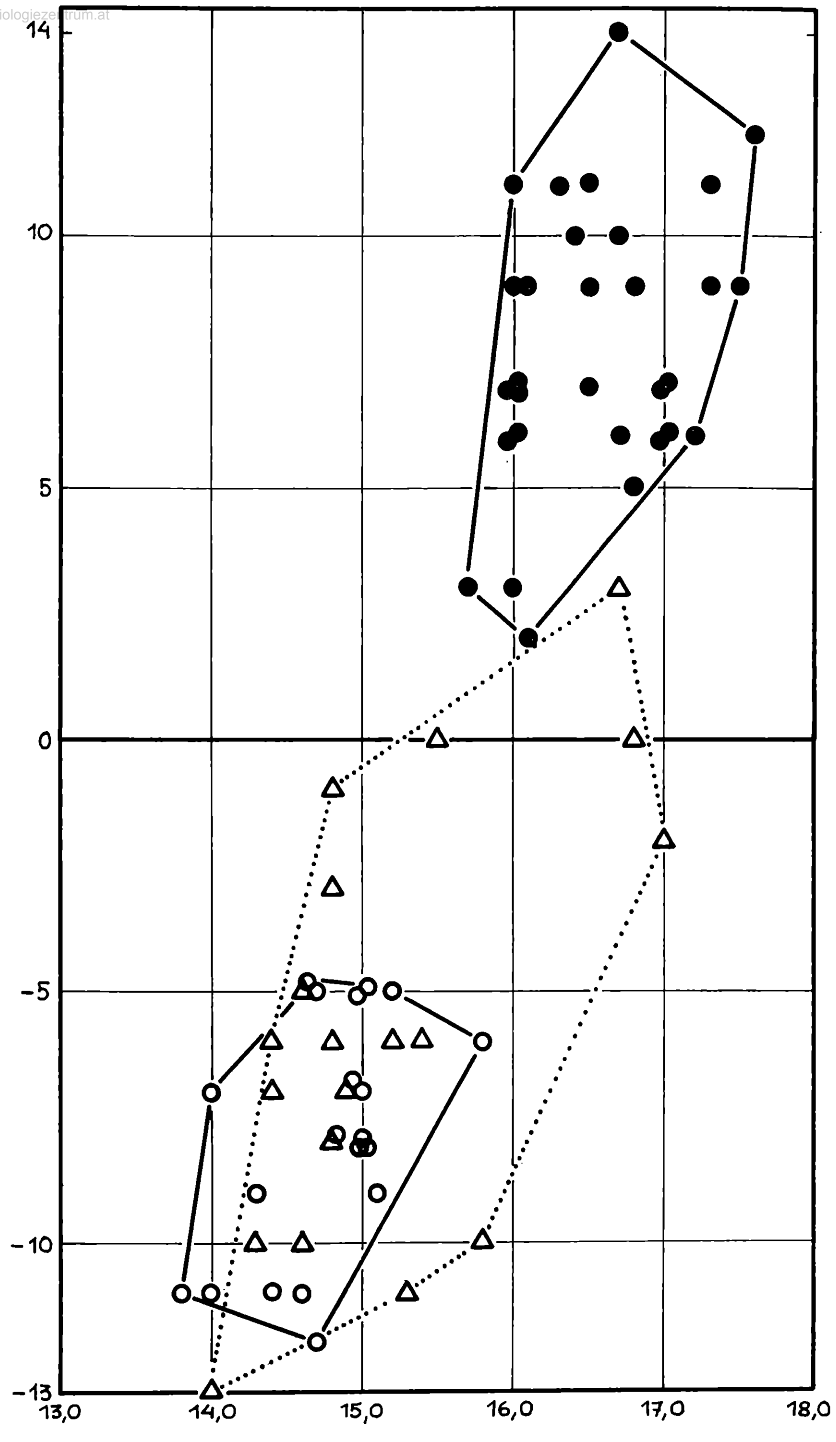


Abb. 9. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Index (Ordinate) und Hinterfußlänge (Abszisse) bei *Pitymys majori* (schwarze Punkte) und *P. daghestanicus* (Ringe) sowie bei *Pitymys* aus dem Kontaktgebiet (Dreiecke).

2. *Pitymys*, die aus der schmalen Kontaktzone am oberen Waldrand stammen, sich nicht gänzlich auf die beiden Ausgangsgruppen aufteilen lassen, sondern z. T. intermediär sind. Die intermediären Tiere vereinigen in sich Merkmale der beiden Ausgangsgruppen in verschiedenartiger Kombination, woraus auf ihren Hybridcharakter geschlossen werden darf (s. 5.1.1.). Der Schädelgröße und Zygomatikbreite nach können offenbar adulte Tiere nicht immer als Bastarde erkannt werden, wohl aber, wenn man die bei den Ausgangsformen besonders stark differenzierten und oben hervorgehobenen Schädelmaße verwendet.

Tabelle 8. Mittel und Streuungsmaße einiger Schädelmerkmale bei *Pitymys majori* und *daghestanicus* sowie die Ergebnisse von t-Tests. Verwendet wurden alte und junge Tiere.

	Interorbitalbreite		Schädelhöhe		Schädelbreite	
	P. majori	*P. daghestanicus*	*P. majori*	*P. daghestanicus*	*P. majori*	*P. daghestanicus*
n	47	35	38	24	37	23
$\bar{x}$	4,20	3,57	8,36	7,70	10,85	9,73
Min.	4,0	3,2	7,9	7,4	10,3	9,1
Max.	4,5	3,9	8,8	8,0	11,2	10,3
s	0,119	0,151	0,224	0,154	0,219	0,293
v	2,84	4,22	2,67	2,00	2,02	3,01
t	21,05		14,11		15,89	
df	80		60		58	
p	0,1%		0,1%		0,1%	

3. Die beiden Formen entsprechen *Pitymys majori* und *daghestanicus*. Sie werden als Semispecies betrachtet (Begründung s. 5.1.1.).

Um den Grad der Differenz zwischen den beiden reinen Formen zu prüfen, wurden t-Tests durchgeführt, deren Ergebnisse in Tab. 8 und 9 dargestellt sind. (Nach der Gestalt der Variationskurven in Abb. 8 schien ein t-Test auch ohne vorherige Prüfung auf Normalverteilung statthaft.) Die höchsten t-Werte und damit die größte Wahrscheinlichkeit, daß die beiden Gruppen wirklich zwei unabhängigen Grundgesamtheiten entstammen, zeigen die Tests bei Interorbitalbreite, Schädelhöhe und Schädelbreite unter Verwendung des Gesamtmaterials, also von alten und jungen Stücken (Tab. 8). Aber auch bei Verwendung der Merkmale Condylobasallänge,

Tabelle 9. Mittel und Streuungsmaße einiger Schädelmerkmale bei alten *Pitymys majori* und *daghestanicus*. Ferner Ergebnisse von t-Tests.

	Condylobasallänge		Zygomatikbreite		Mastoidbreite	
	P. majori	*P. daghestanicus*	*P. majori*	*P. daghestanicus*	*P. majori*	*P. daghestanicus*
n	20	12	19	11	16	9
$\bar{x}$	24,18	23,44	14,50	13,43	11,87	11,07
Min.	22,9	23,0	14,0	13,0	11,55	10,8
Max.	25,0	24,0	15,6	13,7	12,3	11,5
s	0,491	0,353	0,410	0,210	0,201	0,250
v	2,03	1,50	2,82	1,56	1,69	2,25
t	4,98		9,53		8,34	
df	30		28		23	
p	0,1%		0,1%		0,1%	

Zygomatik- und Mastoidbreite (nur alte Tiere) sind die Unterschiede noch hoch gesichert (Tab. 9).

4.3.1.2. Körpergröße und Proportionen

Kopfrumpflänge und Gewicht können als Repräsentanten der allgemeinen Körpergröße angesehen werden. Hat das Gewicht als Merkmal auch den Vorteil, daß man es objektiver als Körper-

Tab. 10. Mittel und Streuungsmaße von Gewicht und Kopfrumpflänge bei adulten *Pitymys majori* und *daghestanicus* sowie Prüfung der Differenz mittels t-Tests.

	Gewicht		Kopfrumpflänge	
	Pm ♂♂ ad	*Pd* ♂♂ ad	*Pm* ♂♂+♀♀ ad	*Pd* ♂♂+♀♀ ad
n	9	5	19	12
$\bar{x}$	23,8	23,0	100,3	99,6
Min.	21,3	22,0	97	97
Max.	26,5	24,3	107	105
s	1,59	1,09	3,06	2,71
v	6,70	4,75	3,04	2,72
t	1,15		0,75	
df	12		29	
p	n. s.		n. s.	

maße bestimmen kann, so unterliegt es doch starken Schwankungen; vor allem gilt dies für Weibchen zur Zeit der Fortpflanzung. Da mein Material während dieser Zeit gesammelt wurde, habe ich einen Vergleich der Gewichte nur zwischen adulten Männchen angestellt. Die Differenzen zwischen *P. majori* und *daghestanicus* sind sehr gering und insignifikant (Tab. 10). Das gleiche gilt für die Differenzen der Kopfrumpflänge, nur habe ich hier beide Geschlechter zusammengeworfen (Tab. 10). *P. majori* und *daghestanicus* sind also etwa gleich groß. Um so deutlicher sind daher Proportionsunterschiede zu erkennen, und es kann auf den Vergleich relativer Merkmale, der bei Verwendung des t-Tests streng genommen erst nach Prüfung auf Normalverteilung statthaft ist, verzichtet werden.

Tab. 11. Mittel und Streuungsmaße von Schwanzlänge (Schw), Hinterfußsohlenlänge (HF) und Ohrlänge bei adulten *Pitymys majori* und *daghestanicus* sowie Prüfung der Differenz mittels t-Tests. Die Geschlechter wurden zusammengefaßt.

	Schw		HF		Ohr	
	Pm	*Pd*	*Pm*	*Pd*	*Pm*	*Pd*
n	19	11	19	12	17	11
$\bar{x}$	44,7	37,7	16,75	15,07	10,83	10,94
Min.	38	35	16,0	14,6	9,7	9,3
Max.	52	44	17,6	15,8	11,7	11,7
s	3,65	3,29	0,534	0,355	0,614	0,735
v	8,15	8,71	3,18	2,35	5,67	6,72
t	5,40		10,58		0,40	
df	28		29		26	
p	0,1 %		0,1 %		n. s.	

Am auffälligsten sind hier die Unterschiede in der Schwanzlänge. Da diese keinen ontogenetisch frühen Wachstumsabschluß hat, habe ich nur alte Tiere verglichen. Bei *P. majcri* und *daghestanicus* habe ich vor dem Vergleich geprüft, ob ein Geschlechtsdimorphismus vorliegt: Aus Platzgründen führe ich die t-Werte hier nicht an, sie liegen unterhalb der Vertrauensgrenze. Da keine Geschlechtsunterschiede vorzuliegen scheinen, habe ich die Schwanzlängen von adulten ♂♂ und ♀♀ je Taxon für die Vergleiche zusammengelegt; die Ergebnisse sind in Tab. 11 zu finden: Der Unterschied in der Schwanzlänge ist bei $p = 0{,}1\,\%$ signifikant. In der Folge habe ich die Schwanzlänge der Population aus Kutul (Variationsbreite: 39—45;

$\bar{x} = 41{,}600$, $n = 5$) mit den beiden Ausgangsformen verglichen und erhielt für die Differenz zu *majori* $t = 2{,}19$, bei $df = 21$ und für *daghestanicus* $t = 2{,}77$, bei $df = 14$. Die Schwanzlänge der Hybridpopulation ist intermediär zwischen den Ausgangsformen.

Die Hinterfußsohlenlänge (HF) gilt als Merkmal, das genau gemessen werden kann und meist frühem Wachstumsabschluß unterliegt. Ich habe bei Männchen und Weibchen getrennt die Altersunterschiede überprüft und erhielt für beide Formen Ergebnisse, die nur einen Vergleich alter Tiere ratsam erscheinen lassen (Tab. 12). Ein Geschlechtsdimorphismus ist hingegen kaum ausgebildet, weswegen ich alte Tiere beider Geschlechter zusammen verglich. Tab. 11 zeigt die statistische Kennzeichnung der beiden Gruppen und die hochsignifikante Differenz der HF zwischen *P. majori* und *daghestanicus*. Hingegen ist die Variationsbreite der

Tab. 12. Altersunterschiede der Hinterfußsohlenlänge bei *Pitymys majori* und *daghestanicus*.

	Pitymys majori				*Pitymys daghestanicus*			
	♂♂ ad	♂♂ subad + juv	♀♀ ad	♀♀ subad + juv	♂♂ ad	♂♂ subad + juv	♀♀ ad	♀♀ subad + juv
$\bar{x}$	16,58	16,40	16,94	16,35	15,14	14,66	14,96	14,42
t	0,81		2,62		2,03		3,64	
df	20		22		19		16	
p	n. s.		1,0 %		n. s.		1,0 %	

HF schon bei den wenigen adulten Tieren aus Kutul so groß, daß sie faktisch beide Ausgangsgruppen einschließt und daher die Differenz zu beiden nicht signifikant ist.

Zuletzt habe ich noch die Ohrlänge verglichen. Die Prüfung auf Sexualdimorphismus fiel negativ aus, und ich habe den Vergleich auf alte Tiere beschränkt. Die äußerst geringe Differenz ist insignifikant.

4.3.1.3. Variabilität des Schmelzfaltenmusters der Molaren

Um die Variabilität des Schmelzfaltenmusters der Molaren erfassen zu können, habe ich zunächst die verschiedenen Vorsprünge, die die Schmelzfaltenprismen in Aufsicht zeigen, numeriert. Dabei wurde an den oberen Molaren von vorne nach hinten und an den unteren von hinten nach vorne vorgegangen (Photos 7, 8). Damit wurde erreicht, daß homologe Vorsprünge (= Zacken) immer die

gleiche Nummer erhalten, gleichgültig, ob welche reduziert sind oder nicht, denn die Molaren der Microtinae zeigen bekanntlich im Oberkiefer immer an ihrem Hinterrand und der $M_{\bar{1}}$ an seinem Vorderrand Unterschiede in bezug auf die Zahl der Vorsprünge. Die labial liegenden Vorsprünge wurden mit einer Nummer und die lingual liegenden zusätzlich zur Nummer mit einem Strich charakterisiert. Sodann wurde die Zahl der Vorsprünge, aber bei den variierenden auch deren ungefähre Größe (sehr klein, klein, deutlich und groß), auf der Individual-Karteikarte vermerkt, ferner auch, welche Schmelzfaltenfiguren voneinander getrennt sind und welche

Tab. 13. Vorhandensein oder Fehlen labialer (Nummern ohne Strich) und lingualer (Nummern mit Strich) Zacken an der Vorderschlinge des M_1 bei *Pitymys daghestanicus*, *P. majori* und der Hybridpopulation sowie bei *P. schelkovnikovi*. Zahl der Fälle in %, weitere Erklärungen siehe Text und Foto 7.

	4/5′ Zacken und weniger	5 oder 6′ nicht entwickelt	5′ und 6′ nur klein vorhanden	5 oder 6′ deutlich vorhanden	5/6′ Zacken	Mehr als 5/6′ Zacken
daghestanicus n=39	5,13	5,13	53,84	10,26	25,64	—
Hybride *d* × *m* n=28	3,57*	3,57	78,57	—	14,29	—
majori n=46	—	2,17	2,17	17,39	73,91	4,35
schelkovnikovi n=10	—	—	—	—	100	—

* 4. Außenzacke (4) reduziert.

nicht. Bei all diesen Merkmalen ist es schwierig, das vorhandene Variationskontinuum auf diskrete Klassen aufzuteilen. Eine Vermessung von angefertigten Photos (Guthrie 1965) brächte natürlich wesentlich exaktere Ergebnisse, wäre aber im Rahmen dieser Arbeit zu aufwendig gewesen. Die Variabilität der wichtigsten Merkmale wurde in Tabellenform dargestellt und wird im folgenden besprochen.

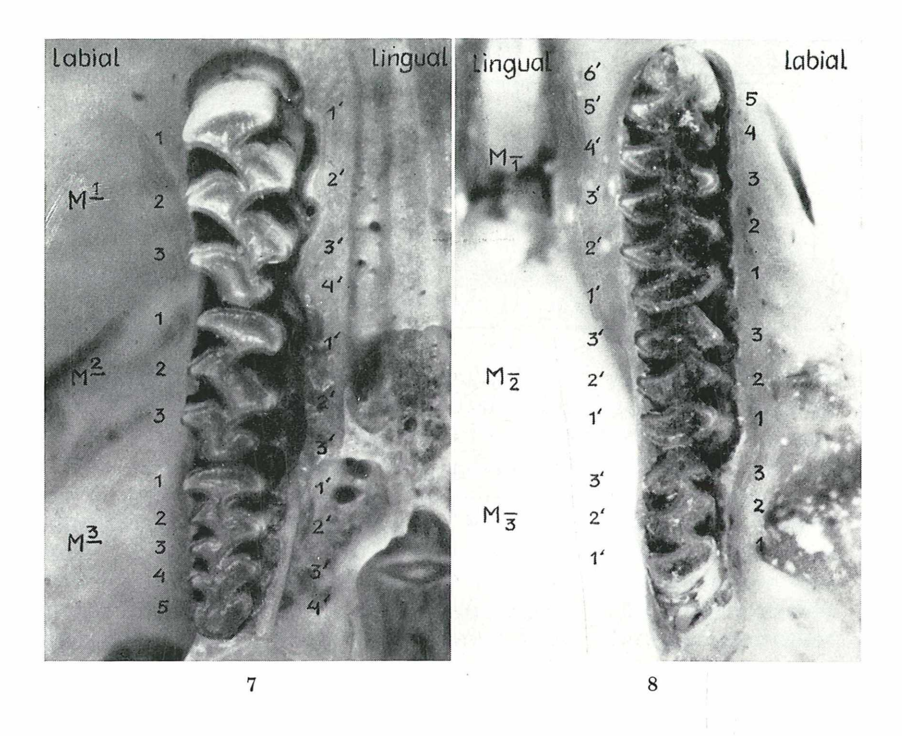
Schon bei einer ersten Durchsicht der Serien stellte sich heraus, daß die Vorderschlinge des $M_{\bar{1}}$, also die Zacken 4 und 5′ sowie 5 und 6′, erheblich variieren und Unterschiede zwischen *Pitymys*

majori und *daghestanicus* zeigen. Bei *majori* sind nämlich 5 und 6′ meistens gut ausgebildet und haben gelegentlich eine schräg pilzförmige Gestalt, wobei der Hals des Pilzes eng sein kann. Bei *daghestanicus* ist die Pilzform kaum angedeutet, meist ist der rostrale Teil der Vorderschlinge schmal oder fast kreisförmig rund, 5 und 6′ dementsprechend oft gar nicht entwickelt. Tab. 13 zeigt das Ergebnis der Analyse. Demnach sind *daghestanicus* und *majori* in diesem Merkmal deutlich verschieden. Bei der ersten Form sind 5 und 6′ nur bei einem Viertel, bei der zweiten bei drei Viertel der Serien voll ausgebildet. Die Pilzform ist dementsprechend bei *daghestanicus* nie voll entwickelt, bei *majori* sechsmal. Bei mehr als der Hälfte der *daghestanicus* M_1^- sind 5 und 6′ nur angedeutet, bei

Tab. 14. Die Breite der Verbindung zwischen den beiden Hälften der Vorderschlinge des M_1 bei *Pitymys daghestanicus*, *P. majori* und der Hybridpopulation sowie bei *P. schelkovnikovi*. Zahl der Fälle in %.

	sehr schmal	schmal	deutlich	breit	sehr breit
daghestanicus n=39	2,56	2,56	43,59	48,72	2,56
Hybride *d×m* n=29	—	10,35	31,03	44,83	13,79
majori n=47	—	19,15	38,30	40,42	2,13
schelkovnikovi n=10	—	30,00	10,00	40,00	20,00

5% gar nur die Zacken 4 und 5′ ausgebildet. Nur bei je einem Exemplar von *majori* fehlen 5 oder 6′ bzw. sind nur klein. Über 5 und 6′ hinaus sind zusätzliche Zacken bei 2 *majori* (4,35%) vorhanden. Interessant ist nun die prozentuelle Verteilung der verschiedenen Ausbildungsformen bei der Hybridpopulation von Kutul: Bei dieser ähnelt die Verteilung der von *daghestanicus*, ja übertrifft diese sogar in der geringen Häufigkeit des komplexen Musters mit 5 und 6′ Zacken. Zu bemerken ist hier zusätzlich, daß die drei *majori* aus dem Zentrum des Waldes bei Kutul gut in die allgemeine Variation von *majori* passen. Die Breite der Verbindung der beiden Vorderschlingenhälften ist bei den besprochenen Formen nicht sehr markant verschieden, wie Tab. 14 zeigt. Am ehesten ist die Zunahme des Anteiles schmaler Verbindungen von *daghestanicus* zu



Fotos 7—8. Maxillare (links) und mandibulare (rechts) Molarenreihe von *Pitymys schelkovnikovi* (68 415).

Tab. 15. Zahl der Außenzacken (Nummern ohne Strich) und Innenzacken (Nummern mit Strich, siehe Foto 8) am M^3 bei *Pitymys daghestanicus*, *P. majori* und der Hybridpopulation sowie bei *P. schelkovnikovi* in %. Die verschiedenen Kombinationen sind ungeachtet der Größe der Zacken angeführt.

	3/4′	3/5′	4/4′	4/5′	5/4′	5/5′
daghestanicus n=39	79,49	—	15,39	2,56	—	2,56
Hybride *d×m* n=26	46,15	11,54	30,77	7,69	1,85	—
majori n=51	56,86	9,80	19,61	13,73	—	—
schelkovnikovi n=10	10,00	—	20,00	10,00	60,00	—

majori auffallend. Die Hybridpopulation ist in dieser Hinsicht intermediär und zeigt sonst einen auffallend höheren Anteil der sehr breiten Verbindung als die beiden Ausgangsgruppen.

Der zweite bei Microtinen besonders variable Molar ist der $M\underline{3}$. Tab. 15 gibt die prozentuelle Verteilung der verschiedenen Ausbildungsformen wieder. Auch hier sind die Molaren von *majori* wieder die komplexeren, die Hybride zeigen auch hier wieder keine deutlich intermediäre Stellung. Für den $M\underline{3}$ ist ferner schon von Thomas (1906) die Tendenz zur Verbindung der Schmelzfaltenräume miteinander betont worden. Ich habe dieses Merkmal analysiert

Tab. 16. Zahl der geschlossenen Räume des M^3 bei *Pitymys daghestanicus*, *P. majori* und der Hybridpopulation sowie bei *P. schelkovnikovi* in %.

	1	2	3	4
daghestanicus n=39	2,56	5,13	87,19	5,13
Hybride *d×m* n=25	—	4,00	88.00	8,00
majori n=50	—	4,00	92,00	4,00
schelkovnikovi n=10	10,00	10,00	80,00	—

und seine Verteilung in Tab. 16 dargestellt. Übereinstimmend sind bei allen drei Gruppen 3 Räume die häufigste Variante.

Bei vorderasiatischen *Pitymys* ist die „*exsul*“-Schlinge am $M^{\underline{1}}$ und die „*agrestis*“-Schlinge am $M^{\underline{2}}$ gelegentlich ausgebildet, nie aber abgeschnürt. Da diesen Merkmalen ebenfalls systematische Bedeutung zukommt, habe ich ihre Variabilität in den Tab. 17 und 18 dargestellt. Die „*exsul*“-Schlinge fehlt demnach bei *daghestanicus* und den Hybriden völlig und ist bei insgesamt 16% aller *majori* angedeutet (Tab. 17). Die „*agrestis*“-Schlinge ist hingegen auch bei *daghestanicus* zu finden, bei etwa 10% aller Exemplare. Bei den Hybriden sind es fast 30% und bei *majori* fast 80%! Die Bastarde sind also deutlich intermediär.

Tab. 17. Ausbildung einer 4. Innenzacke (4') am M^1 („*exsul*-Schlinge“) bei *Pitymys daghestanicus*, *P. majori* und der Hybridpopulation sowie bei *P. schelkovnikovi* in %.

	Ausbildung von 4'			
	fehlt	sehr klein	klein	deutlich
daghestanicus n=39	100,00*	—	—	—
Hybride *d*×*m* n=27	100,00	—	—	—
majori n=44	84,09	9,09	6,82**	—
schelkovnikovi n=10	—	—	20,00	80,00

* Vorderschlinge einmal abnorm vereinfacht
** Einmal kleine spitze 4. Außenzacke

Als Ergebnis der Analyse der Molarenstruktur kann festgehalten werden, daß zwischen *P. daghestanicus* und *majori* gute Unterschiede bestehen. *P. majori* besitzt komplexere Molaren, wobei in der Reihenfolge der Bedeutung der Differenz $M_{\bar{1}}$, $M^{\underline{2}}$, $M^{\underline{3}}$ und $M^{\underline{1}}$ zu nennen sind. Statistisch schwer erfaßbar ist ein weiteres Merkmal: die Molaren von *daghestanicus* wirken zarter, die Vorsprünge sind schmäler und haben spitzere Zacken als die von *majori*. Die Population aus dem Kontaktgebiet im Yalnızçam-Gebirge erweist sich als Hybridpopulation. Sie entspricht in der Struktur des $M^{\underline{1}}$ *daghestanicus* und ist in den Merkmalen $M^{\underline{2}}$ und $M^{\underline{3}}$ intermediär. Der $M_{\bar{1}}$ scheint hingegen noch einfacher als bei *daghestanicus* zu sein.

Tab. 18. Ausbildung einer 3. Innenzacke (3′) am M^2 („*agrestis*-Schlinge“) bei *Pitymys daghestanicus*, *P. majori* und der Hybridpopulation sowie bei *P. schelkovnikovi* in %.

	Ausbildung von 3′				
	fehlt	sehr klein	klein	deutlich	groß
daghestanicus n=39	89,75	7,69	2,56	—	—
Hybride *d×m* n=27	70,37	18,52	7,41	3,70	—
majori n=44	20,45	36,36	25,00	18,18*	—
schelkovnikovi n=10	—	—	—	20,00	80,00

* Einmal kleine spitze 4. Außenzacke, beim gleichen Tier, das eine solche am M^1 besitzt.

4.3.1.4. Färbung

Die Rückenfärbung von *Pitymys majori* aus Meryemana haben THOMAS (1906) und NEUHÄUSER (1936b) beschrieben. Sie ist etwa Mummy Brown XV (RIDGEWAY 1912) mit etwas rötlichem Ton. Tiere aus Çat und Ülkü, also gleichfalls aus dem feuchtesten Bereich des Ostpontus, stimmen darin überein. Schon 1962 haben SPITZENBERGER und ich festgestellt, daß *majori* aus Ulubey in der Rückenfarbe sich bereits deutlich den helleren *P. m. fingeri* NEUHÄUSER 1936 aus dem Westpontus nähert. *Pitymys* aus Akkuş und Yeşilce sind wieder etwas grauer und gelber. Die dunkelsten, rötlichsten 4 Bälge aus Kutul stammen aus dem Gebiet einer Bachschlucht am oberen Waldrand und sind nur etwas heller als ein Balg aus dem darunter liegenden Wald von Karanlık Meşe; sie stimmen mit der Serie aus Ulubey gut überein. *P. daghestanicus* aus dem Yalnizçam ist grauer als *majori* mit ganz leicht angedeutetem strohfarbenem Ton, rötliche Töne fehlen fast ganz mit Ausnahme eines Stückes, das den dunkelsten Tieren vom Waldrand bei Kutul fast gleichkommt. Von diesen dunkelsten Hybriden abgesehen, ähneln diese sehr *daghestanicus*.

Die Unterseitenfärbung ist ebensowenig taxonomisch verwertbar wie die des Rückens. *P. majori* aus dem Zentrum der Feuchtwälder unterscheiden sich zwar wieder auf den ersten Blick von *daghestanicus*, Tiere aus etwas trockeneren Wäldern vermitteln aber. Bälge aus Meryemana, Çat und Ülkü variieren

von sehr dunkelgrau mit einem leicht gelb ockerfarbenen Anflug an den Haarspitzen bis zu dunkelgrauen mit silbrigen Spitzen. Dabei kann die Länge der hellen Haarteile deutlich verschieden sein. Bälge aus Ulubey wirken heller, da die hellen Haarteile länger sind. Der gelbockerfarbene Ton ist weniger intensiv ausgebildet. Bei 18 Bälgen adulter *daghestanicus* ist der Gesamteindruck der Unterseite meist dunkler, da die hellen Haarteile zurücktreten. Bei 12 Bälgen davon sind die Spitzen hellgrau, nur selten ist die Bauchmitte ganz leicht gelb angehaucht. Fünfmal ist ein cremefarbener Überflug auf der ganzen Unterseite festzustellen, und einmal ist er fast so deckend wie beim braunsten *majori* aus Meryemana. Die Hybride entsprechen gut *daghestanicus*, nur 5 Bälge aus der Bachschlucht sind dunkler, da die silbrigen oder leicht cremefarbenen Spitzen zurücktreten.

Es kann also festgehalten werden, daß vom Zentrum der ostpontischen Feuchtwälder her, wo bei *majori* die dunkelsten Rücken vorherrschen und die Bäuche ebenfalls dunkel sind, weil die hellen Haarspitzen zurücktreten oder leicht gelblich ockerfarben pigmentiert sind, bis zu den hellsten *daghestanicus*, wo die dunkelbraun-rötlichen Töne der Oberseite mehr grauen und gelblichen Platz gemacht haben und auf der Unterseite die hellen Haarspitzen seltener und weniger intensiv gelbbraun sind, alle Übergänge vorkommen. Auch nach Westen, ins Gebiet der weniger feuchten Wälder zu, zeigt sich ein ähnlicher Prozeß, nur daß hier unterseits vielleicht die Länge der hellen Haarspitzen zunimmt, aber gelbbraune Töne seltener sind. Diesen Merkmalen messe ich keinen großen taxonomischen Wert zu, denn sie zeigen keinen signifikanten Unterschied zwischen den verglichenen Taxa, sondern dürften z. T. bloße Populationsunterschiede sein, deren Ausprägung auch modifikatorisch bedingt sein kann. *Pitymys* ist jedoch im großen und ganzen ein Beispiel für die GLOGERsche Regel.

4.3.1.5. Ökologie

Wie aus den vorhergehenden Kapiteln bereits klar hervorging, ist *P. majori* eine Charakterform der ostpontischen Feuchtwälder und *daghestanicus* ein ebenso charakteristischer Bewohner der alpinen Matten des gleichen Gebirges. Tabelle 19 gibt Abundanz und Dominanz der beiden Formen und ihrer Hybride an.

P. majori fehlt nur zwei Aufsammlungen aus der Waldzone: einmal der von Rize, was keinerlei Signifikanz hat, da dieser Sammelort mangelhaft untersucht wurde, und dann der aus den bachnahen, recht ursprünglichen Waldesteilen von Çat, wo immer-

Tab. 19. Abundanz und Dominanz von *Pitymys* an den einzelnen nordosttürkischen Sammelorten von Westen nach Osten.

Ort und vorherrschender Lebensraum	Höhe	FE	*Pitymys majori*		Hybride *majori × daghestan.*		*Pitymys daghestan.*	
			Abund.	Dom.	Abund.	Dom.	Abund.	Dom.
Akkuş, Buchenwald	1200—1300 m	270	1,11	20,00				
Ulubey, Laubmischwald	800—1100 m	987	1,72	17,52				
Yeşilce, Hecken am Feldrand	1400 m	303			0,35*)	3,70*)		
Biçik, Mischwald	1500 m	315	0,63	3,08				
Meryemana, Mischwald	1000—1300 m	327	2,45	14,03				
Ovit, Almenregion	2300—2400 m	66						
Rize, Bach mit Bäumen	100 m	100						
Ülkü, Legmauern in Wiesen und am Waldrand	500 m	1070	0,65	8,75				
Çat, Legmauern in Wiesen	1250 m	730	0,54	3,84				
Çat, Wald, vorwiegend Bachränder	1150—1300 m	500						
Elevit, Almengebiet	1750—1900 m	380			0,26*)	2,38*)		
Ayder Ilıcası Mischwald	1300—1350 m	340	0,29	5,00				
Karanlık Meşe, Mischwald	1250—1500 m	260	1,15	6,52				
Kutul, obere Waldgrenze	2200 m	904			3,32	29,13		
Kutul, Almengebiet	2200—2400 m	200					4,00	17,39
Yalnızçam, Almen (1961)	2400—2500 m	220					10,00	53,69
Yalnızçam, Almen (1962)	2300—2500 m	1100					1,56	32,72

*) Hybridcharakter unsicher

hin 500 FE im Einsatz waren. Sonst variiert die Abundanz zwischen 0,29 und 2,45%, im Mittel sind es 0,88%. Die Dominanz schwankt zwischen 3,08 und 20,00% (Mittel 7,84%). *Pitymys majori* ist also ein sehr steter Bewohner des ostpontischen Feuchtwaldes: eine auch nur grobe Stetigkeitsanalyse, wie ich sie für die Kleinsäuger eines niederösterreichischen Waldgebietes durchführte (STEINER 1966, SPITZENBERGER & STEINER 1967), ist wegen der großen Heterogenität der Lebensräume und ihrer sehr ungleichmäßigen Erfassung schwer möglich. Die höchsten Dichten von *Pitymys majori* herrschen an staudenreichen Wald- und Waldrandstandorten, an denen *Micrctus roberti* oder *Clethrionomys glareclus* nicht allzu häufig sind (1,72—2,45%), und in Meereshöhen zwischen 1000 und 1500 m. Waldstandorte über 1500 m habe ich leider nicht untersuchen können. Nach der hohen Dominanz in solchen Gebieten (14—20%) kann man wohl annehmen, daß das ökologische Optimum der Art in dieses Gebiet winterharter Feuchtwälder fällt. Die Konkurrenz mit *Microtus roberti* fällt offenbar erst bei hoher Dichte dieser Art so sehr ins Gewicht, daß der bedeutend kleinere *Pitymys* sich an solchen Stellen nicht behaupten kann. (An den Waldbächen von Çat, wo *Pitymys* nicht festgestellt wurde, erreicht *M. roberti* eine Dichte von 4,00%.) Auch bei Biçik konnte sich *P. majori* neben der Rötelmaus (Abundanz 5,40%) nur schlecht behaupten, während dies *M. roberti* nicht davon abhielt, eine Dichte von 2,22% aufrecht zu erhalten. In Wäldern mit spärlichem Unterwuchs (Akkuş) oder in Legmauern an Wiesen nahe am Waldrand (Çat, Ülkü) ist die Dichte geringer. *Pitymys majori* wurde einmal in einem Waldhaus bei Biçik erbeutet.

Sehr stark schwankt die Dichte von *P. daghestanicus* von Standort zu Standort, aber auch von Jahr zu Jahr. So betrug im Almengebiet des Yalnızçam die Dichte 1961 10,00%, 1962 aber nur 1,56%. Wahrscheinlich haben keine endogenen Faktoren dies verursacht, denn auch andere Arten gingen in diesem Zeitraum im Yalnızçam stark zurück. Es kommen zwei andere Erklärungsmöglichkeiten in Betracht:

a) Jahreszeitliche Unterschiede in der Biotopwahl: Vom 19. bis 21. 6. 1961 war das Almengebiet an der kontinentalen Ostseite des Yalnizçam noch von der Schneeschmelze her feucht und üppig grün. *Pitymys daghestanicus* fing sich damals vor Löchern von Bauen, die nach der Art von Feldmausbauen frei auf Wiesen waren und mehrere Ausgänge besaßen. Im Zeitraum vom 27. 7. bis 10. 8. 1962 waren dieselben Wiesen verdorrt und *Pitymys daghestanicus* war nun nahe an Bachläufen in Hochstaudenfluren und an Felsblöcken, wo es gleichfalls noch feuchter war, zu fangen.

Es könnte auch ein Großteil der Tiere zu mehr subterraner Lebensweise übergegangen und daher schwerer zu fangen gewesen sein. Da aber Löcher auf offenen Wiesen fast überhaupt nicht zu finden waren, waren diese wohl schon länger verwaist, die Gesamtdichte also sicher wirklich zurückgegangen. Unglücklicherweise wurden 1961 die Hochstaudenfluren kaum erfaßt.

b) Dichterückgang durch Einfluß sommerlicher Dürre und/oder großer Winterkälte bei geringer Schneelage: GROMOV et al. (1963) betonen, daß in schneearmen Wintern *Pitymys* im alpinen Bereich des Kaukasus nur in Senken und Rinnen, wo Schnee zusammengeweht wird, überleben kann. SIIVONEN (1962) hat ebenfalls die Bedeutung der Schneedecke für die Überwinterung von Kleinsäugern in Finnland hervorgehoben. Obwohl mir keine meteorologischen Aufzeichnungen aus dem betreffenden Zeitraum zur Verfügung stehen, glaube ich einen Hinweis dafür zu sehen, daß wirklich Schneemangel bei starkem Frost die Dichte der Wühlmäuse auf der Ostseite des Yalnizçam reduzierte: Auf der ozeanisch beeinflußten Westseite konnten nämlich Ende Juli 1962 in etwa der gleichen Meereshöhe höhere Dichten, durchaus nicht in üppigen Hochstaudenfluren, sondern eher in Weidegebieten mit kümmerlichen Resten einer solchen festgestellt werden: *P. daghestanicus* lebte dort immerhin in einer Dichte von 4%.

Bei Elevit, im ehemaligen Bereich des Waldes, habe ich nur einen einzigen *Pitymys* in einem Gebiet üppiger Mähwiesen und Legmauern erbeutet (Abundanz 0,26). Das Tier, von dem kein intakter Schädel vorliegt, kann nicht eindeutig determiniert werden, dürfte aber ein Hybrid sein. Bei Ovit konnte ich — bei geringem Schlagfalleneinsatz — gar keinen *Pitymys* erbeuten und fand auch keine Anwesenheitsspuren einer kleinen Wühlmaus.

Sehr interessant sind die Verhältnisse im Kontaktgebiet der beiden Formen bei Kutul. Entlang eines Baches, der durch sanft hügelige Almen fließt, können sich lokal trotz der Beweidung Reste einer Hochstaudenvegetation bis etwa 200 m Luftlinie vom Waldesrand halten. Im Bereich der Häuser von Kutul, den der Bach dann erreicht, ist diese Vegetation viel reicher entwickelt; wohl z. T. durch die reichliche Düngung hat sie hier einen gewissen Ruderalcharakter. Sodann tritt der Bach in eine Schlucht ein und erreicht in ihr den Wald. Die Hochstauden haben hier ihre üppigste, übermannshohe Entfaltung finden können. In diesem gesamten schmalen Hochstaudensaum lebt nun die oben bereits nach ihren systematischen Merkmalen analysierte Population von *Pitymys*, die neben Hybriden auch Exemplare

beinhaltet, die den Ausgangsformen nahe kommen oder sogar übereinstimmen. Dies entspricht gut den von SHORT (1969) definierten Verhältnissen einer "zone of overlap and hybridization". Auf den überbeweideten Wiesen, die aber nur an stark geneigten Stellen Anfänge einer Erosion zeigten, zu beiden Seiten des Baches oberhalb der Waldgrenze, konnte kein einziger *Pitymys* erbeutet werden. *Microtus arvalis* lebte hier kolonieweise an flacheren, nicht erodierten und entsprechend tiefgründigen Stellen. Etwas höher, bei etwa 2400 m, wurden an den oben beschriebenen Stellen typische *Pitymys daghestanicus* neben *Microtus arvalis* auf Almwiesen festgestellt. Zum besseren Verständnis sei nun noch auf die (geschätzten) räumlichen Entfernungen eingegangen: Der Fundort von *Pitymys majori* im Wald von Karanlık Meșe liegt 1500 m hoch und etwa 5 km von Kutul entfernt. Die Überlappungszone ist etwa 500 m „lang" am Bach ausgebildet, sie liegt in der Luftlinie maximal 200 m vom Wald weg, da der Bach ein Stück dem Waldrand fast parallel verläuft. Sie liegt vor allem gänzlich im ehemaligen Waldbereich! Der erste Fundort von *P. daghestanicus* ist von Kutul in Luftlinie nur 2 km entfernt. Da die angeführten Werte von stichprobenartig gestellten Trap-lines stammen, kann angenommen werden, daß die Überlappungszone in Wirklichkeit noch enger, nicht einmal 1 km breit ist.

In der Überlappungs- und Hybridzone in den Hochstaudenfluren von Kutul konnte *Pitymys* eine beachtliche Dichte (3,32%) bei ebenfalls hoher Dominanz (29,13%) aufrecht erhalten, und zwar auch 1962, als *Pitymys* auf der Ostseite des Passes (etwa 10 km entfernt) so selten war. Auch 1966 traf ich diese Wühlmäuse bei Kutul in der früher festgestellten Häufigkeit an.

Die oben dargelegten Ergebnisse stimmen gut mit den Angaben über die Ökologie der beiden Formen im Kaukasus und Transkaukasien überein. Da aber SCHIDLOVSKI (1919, 1938) offenbar der einzige Autor war, der *P. daghestanicus* Selbständigkeit zubilligte, ist es nicht möglich, die Literaturangaben, die oft über beide Arten zusammen gemacht werden, auf die beiden Formen aufzuteilen. Die Arbeiten von SCHIDLOVSKI sind mir aber leider nur aus Zitaten in OGNEV bekannt. Nur im Agdaschsker-Gebiet (SCHIDLOVSKI 1938) soll *daghestanicus* in Niederungen vorkommen (nach VERESCHTSCHAGIN 1949 beruht diese Angabe auf einem Irrtum), sonst ist es ein Bewohner von Bergwiesen, der am Aragats 3000 m erreicht (DAL 1954). Am Gipfel des Karagöldağ (3150 m) im Yalnızçam auf beweideten Matten von SPITZENBERGER und mir 1962 festgestellte Microtinenbaue haben entweder ebenfalls *Pitymys daghestanicus* oder aber *Microtus arvalis* angelegt.

4.3.1.6. Verbreitung und subspezifische Gliederung von *Pitymys majori* THOMAS 1906

Von den drei Unterarten von *Pitymys majori*, die OGNEV (1950) außer „*P. m.*" *daghestanicus* für den Kaukasus angibt, betreffen die zur Nominatform gerechneten Populationen und *ciscaucasicus* eindeutig die Art *majori* (Tabelle 20). Die geringe Interorbitalbreite im Verein mit geringer Größe sind Hinweise dafür, daß bei *suramensis* mit *daghestanicus* hybridisierte Popu-

Tab. 20. Variationsbreiten und Mittel (in Klammern) einiger Merkmale bei verschiedenen Subspecies von *Pitymys majori* sowie von *Pitymys daghestanicus* nach OGNEV (1950) und Werten in den Tab. 8, 9 und 11. Die Angaben von OGNEV beinhalten auch junge Tiere, n bezieht sich bei OGNEV auf die Gesamtserie.

	n	Schw	CB	Zyg	IO
P. m. majori, vorw. West-Kaukasus, nach OGNEV	327	30—47	22,0—24,3	12,7—15,2	4,0—4,7
P. m. majori, Ostpontus nach Tab. 8, 9 und 11	20	38—52 (44,7)	22,9—25,0 (24,2)	14,0—15,6 (14,5)	4,0—4,5* (4,2)
P. m. ciscaucasicus, Nord-kaukasus, nach OGNEV	40	28—40	21,2—24,3	12,0—15,0	4,0—4,3
P. m, „*suramensis*", Zentral-kaukasus und Transkaukasien, nach OGNEV	63	34—41	21,2—23,3	12,4—14,0	3,7—4,4
P. daghestanicus, Dagestan und Transkaukasien, nach OGNEV	9	28—40	21,8—22,2	12,2—13,9	3,1—3,8
P. daghestanicus, Yalnızçam nach Tab. 8, 9 und 11	12	35—44 (37,7)	23,0—24,0 (23,4)	13,0—13,7 (13,4)	3,2—3,9** (3,6)

* n = 47, ** n = 35

lationen eingeschlossen sind (Tabelle 20). „*P. m.*" *suramensis* hat in der Tat nach OGNEV ein Areal, das für diese Annahme spricht: neben den transkaukasischen Vorkommen existieren solche auch im mittleren und nördlichen Kaukasus, nach Westen bis zum Kaukasus-Nationalpark. *P. daghestanicus* lebt, abgesehen von seinem Vorkommen in Dagestan, etwa im gleichen Gebiet. Das Material aus Teberda, das ich untersuchen durfte, besteht leider vorwiegend aus jungen Tieren. Für Vergleiche kommen daher bloß die ontogenetisch nur kurze Zeit zunehmenden Maße Inter-

orbitalbreite, Schädelhöhe und Schädelbreite in Frage (Tabelle 21). Die mit t-Test geprüfte Differenz ist also für zwei Merkmale signifikant und für das dritte nicht. Dies spricht dafür, daß in der alpinen Region bei Teberda eine *Pitymys*-Population lebt, die genetisches Material von *majori* und *daghestanicus* in anderer Form vereinen dürfte als die Hybridpopulation von Kutul. Auch scheint die Population aus Teberda einheitlich zu sein, stellt also vielleicht eine stabilisierte Bastardpopulation dar. Bevor die Frage nach den Beziehungen zwischen *majori* und *daghestanicus* im Kaukasus geklärt ist, können Areale und subspezifische Gliederung von *daghestanicus* und *majori* nur sehr unvollständig geklärt werden (Abb. 19).

Tab. 21. Extremwerte und Mittel (in Klammer) von drei Schädelmaßen bei *Pitymys* aus Teberda (Kaukasus) und *P. daghestanicus* aus dem Yalnizçam. Ferner sind t-Werte angegeben.

	Interorbitalbreite	Schädelhöhe	Schädelbreite
Teberda	3,5—4,0	7,2—8,1	10,2—11,0
	(3,75)	(7,63)	(10,49)
	n = 29	n = 18	n = 18
Yalnizçam	3,2—3,9	7,4—8,0	9,1—10,3
	(3,56)	(7,69)	(9,73)
	n = 35	n = 24	n = 23
t	4,73	1,14	8,82
p	0,1 %	n. s.	0,1 %

Die ostpontischen *majori*, soweit den Feuchtwald bewohnend und nach Westen bis Ulubey, sind Angehörige der Nominatform, die bei gleicher Körperlänge längere Schwänze sowie längere und breitere Schädel hat als *P. m.* „*majori*“ aus dem Westkaukasus (OGNEV 1950 und Tabelle 20). Da das Material OGNEVs sechsmal umfangreicher ist als das meine, müßte die Differenz in der Schädelgröße signifikant sein. Dazu kommt noch ein Molarenmerkmal: Der M^2 kaukasischer Populationen hat gelegentlich außen und innen nur drei Vorsprünge, was ich bei türkischen nie beobachten konnte, doch fand OGNEV (1950) in seinen umfangreichen Serien keinen Fall von 4 äußeren Vorsprüngen (bei türkischen *P. m. majori* haben 33,3% außen 4 Vorsprünge, s. Tabelle 15). Unter 36 Exemplaren aus Teberda fand ich allerdings fünfmal einen vierten äuße-

ren Vorsprung angedeutet. Dieses Material kann aber nicht zur Art *majori* gestellt werden (s. o.).

Die Unterschiede zwischen *P. m.* „*majori*" aus dem Kaukasus und nordkaukasischen *P. m. ciscaucasicus* sind hingegen so gering — sie erschöpfen sich in einem geringen Färbungsunterschied und im etwas kürzeren Schwanz von *ciscaucasicus* —, daß es gerechtfertigt erscheint, die beiden Taxa zusammenzuziehen. Die west- und nordkaukasischen *Pitymys majori* müßten demnach *P. m. ciscaucasicus* heißen, die Nominatform ist auf den Ostpontus beschränkt. Das Artareal umfaßt also etwa das Gebiet der kolchischen Wälder und den Nordkaukasus, soweit dies heute gesagt werden kann.

Ognev (1950), Vereschschtagin (1959) und Osborn (1962) haben Verbreitungskarten von *Pitymys* im hier behandelten Gebiet gegeben, Spitzenberger & Steiner (1962) haben einige neue Fundorte in ihrer Karte dargestellt, daneben aber auch die Ognevschen Punkte übernommen. Da diese sich aber z. T. auf *daghestanicus* beziehen und Ognev im Text die meisten türkischen Punkte nicht kommentiert, halte ich es für richtig, diese Fundorte nicht als gesichert anzusehen. Im folgenden führe ich, nach Vilayeten geordnet, die sicheren Fundorte innerhalb des Ostpontus einzeln an. Die eigenen Nachweise werden ohne Kommentar verzeichnet (vgl. Tabelle 1 und 19).

Pitymys majori majori Thomas 1906:

Artvin: Karanlık Meșe.

Rize: Ayder Ilıca, Çat, Ülkü; ferner „Rize" ohne nähere Angaben in Neuhäuser 1936b. Elevit: 1 subadultes Ex., wahrscheinlich ein Hybrid.

Trabzon: Sumela (=Meryemana), terra typica (Thomas 1906, Osborn 1962, Spitzenberger & Steiner 1962): Scalita und Khotz (heute Altındere und Coșandere) (Thomas 1906, Neuhäuser 1936b): „Trabzon" ohne nähere Angaben (v. Lehmann 1966).

Giresun: Biçik.

Ordu: Ulubey. 1 Ex. mit zerbrochenem Schädel aus Yeșilce am Südabfall des Pontus könnte ein Hybrid sein. 3 Exemplare aus Akkuș sind ebenfalls keine typischen *P. m. majori*, sondern ähneln in einigen Merkmalen den Hybriden von Kutul. Diese Tiere wurden mitten im Wald gefangen. Akkuș ist der westlichste Fundort im Ostpontus.

4.3.1.7. Verbreitung von *Pitymys daghestanicus* (SCHIDLOVSKI 1919)

Das Areal von *P. daghestanicus* liegt also im wesentlichen östlich und südlich des von *majori*. Während die Bastardierungszone bei Kutul sehr eng ist, existieren offenbar anderswo ausgedehnte Bastardierungsgebiete. Es kann im Augenblick nicht entschieden werden, ob der westpontische *P. m. fingeri*, NEUHÄUSER 1936, ein an ökologisch für die Art weniger günstige Umstände, nämlich geringere Luftfeuchtigkeit und weniger üppig bewachsene Lebensräume, am Arealrand angepaßter (s. *Microtus roberti!*) und somit konvergent zu *daghestanicus* evoluierter *majori* oder das Ergebnis eines stabilisierten Bastardierungsprozesses ist. Die Tatsachen, daß westlich bis ins Vilayet Ordu in ökologisch intermediären Lebensräumen Anzeichen für Bastardierung (Elevit, Yeşilce), aber in reinen Waldgebieten (Akkuş) auch *majori*-Populationen mit gewissen Anklängen an *fingeri* vorkommen, und vor allem Materialmangel lassen eine Entscheidung dieser Frage im Augenblick nicht zu (Abb. 19 s. p. 179). Eine dritte theoretische Alternative, nämlich, daß *fingeri* dem gemeinsamen Vorfahren von *majori* und *daghestanicus* nahe steht, glaube ich aus faunengeschichtlichen Gründen verneinen zu können. Vielleicht bringt die Analyse der in Südwestkleinasien gesammelten *Pitymys* (FELTEN, SPITZENBERGER & STORCH, in Vorbereitung) eine Klärung.

Wie bei *P. majori* werden die türkischen Fundorte angeführt:

Kars: Ostseite des Yalnızçam-Passes westlich von Ardahan. Weitere Fundorte in diesem Gebiet in OGNEV (1950) dürften wohl ebenfalls, aus ökologischen Gründen, hierher gehören, sind aber nicht exakt angeführt und für mich nicht überprüfbar.

Artvin: Westseite des Yalnızçam-Passes, östlich Ardanuç. An der oberen Waldgrenze Überlappungs- und Hybridisierungszone mit *P. majori*.

4.3.2. *Pitymys schelkovnikovi* (SATUNIN 1907)

Material: 6 Ex. Assalem 1100—1250 m (Gilan). 2 Ex. Weyser 1200 m (Mazandaran). 2 Ex. Dasht Lateh 1400 m (Mazandaran).

4.3.2.1. Systematische Beziehungen

Wie ALEKPEROV (1959) richtig bemerkt, war die Frage nach der Validität dieser Art durch 50 Jahre ungeklärt. Durch die Aufsammlungen dieses Autors und seine Studie ist es heute jedoch klar, daß es eine sehr gut differenzierte Art ist, die sich von den kaukasisch-kleinasiatischen durch den Besitz von 8 Zitzen, bedeutendere Größe, andere Schädelform, einige Molarenmerkmale

und durch den kürzeren Schwanz unterscheidet; ich kann all diese Befunde unterstreichen. Ein Irrtum unterlief ALEKPEROV allerdings, als er meinte, daß sich die Art in mehreren Merkmalen europäischen Vertretern der Gattung nähere. *P. schelkovnikovi* ist eine systematisch ziemlich abseits stehende Art.

Der Schädel ist noch höher und gewölbter als der von *P. majori*. Dies zeigt sich vor allem im Bereich der Parietalia und Frontalia, die Nasalia fallen in einem deutlichen Bogen im hinteren Drittel nach vorne ab, um sich dann wieder etwas aufzubiegen. Diese sanft S-förmige Biegung ist beim Darüberstreichen deutlich fühlbar (s. auch Abb. 6). Die Proc. jugulares ossis occipitalis zeigen eine Tendenz, sich etwas caudad wegzubiegen, das Occiput ist höher als bei *majori*. Die Incisivi sind wie bei *majori* orthognath. Von oben betrachtet fällt vor allem die breitere Interorbitalregion und das breitere Rostrum auf, dementsprechend sind auch die Nasalia vorne breiter. Der Schädel ist vor allem größer als der von *majori* (Fotos 2 und 3).

Bei dem geringen Material, das mir vorliegt, ist ein statistischer Vergleich von *P. schelkovnikovi* und *majori* schwer durchzuführen, wenn man das Alter berücksichtigt. Ich habe daher in Tabelle 22 die individuellen Maße meines Materials denen von ALEKPEROVS (1959) Tieren gegenübergestellt und einen Vergleich mit Hilfe von

Tab. 22. Einige Schädelmaße von *Pitymys schelkovnikovi* aus dem Nord- und Südtalysch. Die aus dem Nordtalysch stammenden Exemplare wurden von ALEKPEROV (1959) vermessen.

Herkunft	Datum	Nr.	Geschlecht	CB	Dia	OZR	Zyg	Mast	IO
Nordtalysch	11. 7.	1	♂	24,1	7,2	6,2	15,5	12,5	4,5
Nordtalysch	11. 7.	2	♂	24,5	7,5	6,0	—	12,0	4,5
Nordtalysch	11. 7.	3	♂	24,4	7,2	6,2	15,0	12,0	4,5
Nordtalysch	12. 7.	4	♂	24,0	7,0	6,0	15,0	12,0	4,5
Nordtalysch	12. 7.	5	♀	24,0	7,0	6,0	15,0	12,0	4,5
Nordtalysch	12. 7.	6	♂	24,2	7,2	6,0	15,0	12,0	4,5
Nordtalysch	7. 12.	7	♀	24,5	7,5	6,2	15,0	12,0	4,5
Nordtalysch	28. 1.	12	♀	24,0	6,5	6,5	15,0	12,5	4,5
Assalem	20. 7.	68415	♂	24,9	7,5	6,0	15,0	12,1	4,4
Assalem	20. 7.	68416	♀	24,5	7,4	6,1	15,0	12,2	4,3
Assalem	20. 7.	68418	♂	23,8	7,2	5,9	14,6	11,7	4,5
Assalem	21. 7.	68423	♂	24,3	7,5	6,0	14,9	11,9	4,45
Assalem	23. 7.	68440	♀	25,3	7,7	6,1	15,1	12,1	4,3

t-Tests nur auf die ontogenetisch wenig variierenden Merkmale bei den von mir selbst vermessenen Schädeln beschränkt (Tabelle 23). Eine Altersbestimmung ist an Hand meines Materials schwer möglich, doch besitze ich den zerbrochenen Schädel eines ♀ von Weyser, Mazandaran, der so groß ist, daß ich glaube, daß mein restliches Material nur subadulte Tiere beinhaltet. Wie schon die Betrachtung des Schädels vermuten ließ, ist die Schädelhöhe von *schelkovnikovi* sehr signifikant größer als die von *majori*, die Differenz von Interorbitalbreite und Schädelbreite ist weniger hoch gesichert.

Tab. 23. Mittel und Streuungsmaße von drei sich ontogenetisch wenig verändernden Schädelmerkmalen bei *Pitymys schelkovnikovi* und die Ergebnisse von statistischen Vergleichen mit *P. majori* mittels t-Tests. Verwendet wurden alte und junge Tiere beider Geschlechter (vgl. Tab. 8).

	Interorbitalbreite	Schädelhöhe	Schädelbreite
n	8	5	5
$\bar{x}$	4,36	8,88	11,06
Min	4,1	8,6	10,8
Max	4,6	9,0	11,2
s	0,168	0,164	0,167
v	3,86	1,85	1,51
t	2,64	6,38	2,48
df	53	41	40
p	n. s.	0,1 %	n. s.

Tabelle 24 bringt die Körpermaße und Tabelle 25 die Ergebnisse von t-Tests zwischen *P. schelkovnikovi* auf der einen und *P. majori* und *daghestanicus* auf der anderen Seite. Der Vergleich ist nicht ganz exakt, weil bei *schelkovnikovi* wahrscheinlich nur ein Vorjahrstier vorliegt und der Rest des Materials wohl nicht als ganz adult zu bezeichnen ist. Wirklich adultes Material der iranischen Art würde daher die Differenz noch stärker erscheinen lassen. Dies gilt vor allem für die Repräsentanten der Körpergröße, nämlich Kopfrumpflänge und Gewicht, die keine signifikanten Unterschiede aufweisen. Die markant verschiedenen Werte von Schwanz-, Hinterfuß- und Ohrlänge weisen daher auf echte Proportionsunterschiede hin: Der Schwanz wird von *majori* über *daghestanicus* zu *schelkovnikovi* kürzer, alle Differenzen sind stati-

Tab. 24. Mittel und Streuungsmaße von Körpermerkmalen bei *Pitymys schelkovnikovi*. Verwendet wurde das im Sommer gesammelte Gesamtmaterial, das wohl vorwiegend subadulte Tiere beinhaltet.

	KR	Schw	HF	Ohr	Gewicht (nur ♂♂)
n	10	10	10	9	7
$\bar{x}$	103,1	25,4	15,63	8,70	24,2
Min	96	22	14,6	7,8	22,7
Max	111	30	16,2	9,7	28,5
s	4,38	3,37	0,466	0,589	2,12
v	4,25	9,31	2,98	6,77	8,72

stisch hoch signifikant. Für die Hinterfußsohle gilt das gleiche, während die Ohren von *majori* und *daghestanicus* etwa gleich lang sind, *schelkovnikovi* aber signifikant kürzere Ohren hat. Meine Maße stimmen nicht in allen Einzelheiten mit denen von ALEKPEROV (1959) überein, doch nehme ich verschiedene Meßmethoden als Ursache dafür an.

Tab. 25. Prüfung des Unterschiedes von Körpermaßen zwischen *Pitymys schelkovnikovi* und *majori* sowie *daghestanicus* mittels t-Tests. Die Mittel der kleinasiatischen Form sind angeführt, die der persischen kann man Tab. 24 entnehmen. Es wurden adulte Tiere beider Geschlechter der kleinasiatischen *Pitymys* dem Gesamtmaterial von *schelkovnikovi* gegenübergestellt, mit Ausnahme der Hinterfußlänge, bei der auch bei *majori* und *daghestanicus* das Gesamtmaterial Verwendung fand, und des Gewichtes, wo nur ♂♂ verglichen wurden.

		KR	Schw	HF	Ohr	Gewicht
Pitymys majori	$\bar{x}$	100,39	44,76	16,54	10,83	23,83
	t	1,72	16,40	5,36	8,65	0,43
	df	26	25	53	24	14
	p	n. s.	0,1 %	0,1 %	0,1 %	n. s.
Pitymys daghestanicus	$\bar{x}$		37,72	14,77	10,94	23,00
	t		9,92	4,97	7,91	1,33
	df		19	43	19	10
	p		0,1 %	0,1 %	0,1 %	n. s.

In den Tabellen 13—15 habe ich auch Molarenstrukturen von *P. schelkovnikovi* behandelt. Die Tatsache, daß die Molaren von *schelkovnikovi* noch breiter sind als diejenigen von *majori* (s. auch ALEKPEROV) und daß sie vor allem gerundetere Vorsprünge besitzen (Fotos 7, 8), geht daraus jedoch nicht hervor. Folgende weitere Molarenmerkmale zeigen wesentliche Unterschiede: Der $M_{\bar{1}}$ hat bei den bisher bekannten Tieren immer außen 5 und innen 6 Zacken (Tabelle 13), jedoch ist die vordere Hälfte der Vorderschlinge bei meinem Material nicht ganz abgeschnürt, wie es ALEKPEROV beschreibt (Tabelle 14). Der $M^{\underline{3}}$ ist bei *schelkovnikovi* noch komplexer als bei *majori*, 60% meines Materials hat außen 5 und innen 4 Zacken zumindest angedeutet (Tabelle 15 und ALEKPEROV 1959): Der $M^{\underline{3}}$ besitzt bei acht Tieren wie bei *majori* drei geschlossene Räume, doch liegt bei vieren dieser Tiere die hintere Abschnürung an einer anderen Stelle als bei *majori*. Die „*exsul*"-Schlinge am $M^{\underline{1}}$ ist bei acht meiner zehn Tiere deutlich und bei zweien klein ausgebildet, worin ebenfalls ein wesentlicher Unterschied zu *majori* liegt (Tabelle 17), und die „*agrestis*"-Schlinge am $M^{\underline{2}}$ ist bei den acht Tieren mit „*exsul*"-Schlingen groß, sonst deutlich ausgebildet, aber nie wie bei *Microtus agrestis* abgeschnürt (Tabelle 18). Das Gebiß von *schelkovnikovi* ist also komplizierter als das anderer vorderasiatischer *Pitymys*.

Die Färbung der Oberseite ist dunkel rotbraun, etwa wie bei den dunkelsten *P. majori*, das Fell wirkt glatthaariger als bei letzteren. Wie bei *majori* nimmt die Intensität der Färbung parallel mit der Luftfeuchtigkeit ab (GLOGERsche Regel), denn der Balg, den ich von Dasht Lateh besitze, ist heller und gelblicher als die aus feuchteren Wäldern stammenden. Die Unterseite besitzt einen auffallend kräftigen ockerbraunen Anflug der distalen Haarpartien, der die dunklen Haarbasen fast völlig deckt. Schon SATUNIN (1906) und ALEKPEROV (1959) haben auf die braune Unterseite hingewiesen.

ELLERMAN (1948) hat drei von GERD HEINRICH südlich von Khorramabad (Mazandaran) gesammelte *Pitymys* als *P. subterraneus dorothea* beschrieben. Aus der Beschreibung geht klar hervor, daß es sich um *P. schelkovnikovi* handelt. ALEKPEROV (1959) vermutet, daß *Microtus hyrcania* GOODWIN 1940 aus Gouladagh (Chorassan) ebenfalls ein *Pitymys* sein könnte. Leider beschreibt GOODWIN den $M_{\bar{1}}$ nicht, so daß man nicht einmal sagen kann, ob *hyrcania* überhaupt eine *Pitymys*art ist. Aus der Beschreibung ist jedoch ersichtlich, daß es sich nicht um *P. schelkovnikovi* handeln kann, denn der allein bekannte Typus hat eine flachgedrückte, schmale (3,4 mm) Interorbitalregion und einen sehr

einfachen $M^{\underline{3}}$. Auch die Färbung scheint nicht zu *schelkovnikovi* zu passen, obwohl es möglich wäre, daß die rötlichen Pigmentanteile bei Stücken aus noch trockeneren Gebieten als Dasht Lateh (sollte die Art solche überhaupt besiedeln) stark abnehmen. Es scheint also im Talysch-Elbursgebiet nur eine Art der Gattung *Pitymys*, eben *schelkovnikovi*, vorzukommen. Vorläufig gibt es keinen Grund, verschiedene Subspecies zu unterscheiden, ich betrachte die Art als monotypisch.

4.3.2.2. Ökologie und Verbreitung

Pitymys schelkovnikovi ist ein charakteristischer Bewohner der Laubwälder des Talysch-Elburssystems. Nach ALEKPEROV (1959) siedelt sie im Lenkoraner Gebiet des Nordtalysch im Schatten feuchter Waldesteile, auch in der unteren, hyrcanischen Bergwaldstufe, die durch *Parrotia persica* charakterisiert ist. KADATSKY (1964) gibt aus dem gleichen Bereich über 60 Tiere von einer ganzen Reihe neuer Fundorte an, und zwar stellte er sie in Höhen von 150—1000 m fest. Die Art hält sich nach dem gleichen Autor auch in isolierten kleinen Wäldern und lebt in Waldstreifen, die die Flüsse im Bereich der Bergsteppe begleiten. An Stellen ohne Baum- und Strauchwuchs wurde sie hingegen nie gefangen. Aus Iran sind keine ökologischen Angaben in der Literatur zu finden, was nicht verwundern darf, da die Art bisher überhaupt nur an einer Stelle, eben der terra typica von *dorothea*, Khorramabad, festgestellt wurde. Bei Assalem besiedelt sie Nordhänge in einem relativ einförmigen Buchenwald an Stellen mit recht bescheidenem Unterwuchs und die Hochstaudenvegetation entlang eines kleinen Bächleins im selben Wald. Bei Weyser, in einem bedeutend feuchteren Buchen-Ahornwald, fing ich ein Stück in einem dichten Farn-Brombeerbestand unter Erlen nahe an einem Waldbach und ein zweites an regengeschützten trockenen Stellen unter Felstrümmern an einem Hang. Bei Dasht Lateh waren die Fallen, die zwei *Pitymys* fingen, in einen unterwuchsarmen Buchen-Ahornwald gestellt worden: beide Wühlmäuse fingen sich in Fallen vor ihren Löchern am Fuß von Bäumen.

Tabelle 26 gibt die Abundanz und Dominanz der Fänge an. Die Angaben für das Lenkoraner Gebiet habe ich z. T. nach Angaben von KADATSKY (1964) berechnet, nur die Dominanzwerte direkt übernommen. Abgesehen von dem wohl zufällig höheren Wert von Dasht Lateh, liegt die Dichte recht übereinstimmend zwischen 0,43 und 0,97%. Die Dominanz schwankt stärker gemäß dem Vorkommen der anderen Arten, die bei Assalem mehr zurücktraten als im Material von KADATSKY (1964) und aus Weyser. Dem-

entsprechend kann man feststellen, daß diese einzige Wühlmaus des geschlossenen hyrcanischen Waldes etwa eine Dominanz von 5% innehat. (Der Wert von 6,1% bei KADATSKY bezieht sich nur auf die Summe der Nager, die Insectivora sind in dieser Arbeit nicht berücksichtigt!)

Da ich an allen drei Orten, wo ich in Wäldern Nordpersiens Mausfallen stellte, *Pitymys schelkovnikovi* erbeutete, obwohl dies z. B. in Assalem erst in der vierten Fallennacht gelang, bin ich der Meinung, daß die Art überall in den geschlossenen Wäldern des Talysch- und Elbursgebirges vorkommt. Die Erfahrungen von KADATSKY (1964) bestätigen diese Vermutung. Offen ist m. E. nur die Frage, wie weit die Art im Gebiet des ausklingenden Waldes im Ostteil des Elburs diesem zu folgen vermag. Die diesbezüglichen Verhältnisse an der Nordwestgrenze des Areals hat KADATSKY dargestellt (s. o.).

Tab. 26. Absolute Zahlen, Abundanz und Dominanz von *Pitymys schelkovnikovi* an den einzelnen Fundorten.

Ort und Lebensraum	Höhe	FE	abs. Fangzahlen	Abund.	Dom.
Lenkoraner Bergwald	150—1000 m	13 420	63	0,47	6,1
Assalem, mäßigfeuchter Buchenwald	1100—1250 m	620	6	0,97	17,65
Weyser, feuchter Buchen-Ahornwald	1200 m	470	2	0,43	4,65
Dasht Lateh, etwas trockener Buchen-Ahornwald	1400 m	66	2	3,03	25,00

4.4. *Microtus* (*Microtus*) *arvalis transcaucasicus* OGNEV 1924

Material: 1 Ex. Han, 800 m (Ikizdere, Rize); 1 Ex. Karanlık Meşe, 30 Ex. Kutul (Artvin); 6 Ex. Yalnızçam (Kars). Zusammen 38 Stück, 8 davon Coll. FS.

Der Autorität OGNEVS folgend, stelle ich mein Material hieher, obwohl die maximale Jochbogenbreite von zweien meiner Tiere die Variationsbreite von *transcaucasicus* weit überschreitet. Mein Material beinhaltet nur drei meßbare Schädel mit vereinigten Cristae. Wahrscheinlich haben aber nur die beiden erwähnten Tiere bereits überwintert und sind demnach im hier verwendeten

Tab. 27. Maße von vier adulten *Microtus arvalis* aus Kutul (Ardanuç, Artvin) aus der Zeit vom 18. Juli bis 11. August 1962.

Nr.	Geschlecht	KR	Schw	HF	Gew	CB	Zyg
62 216	♀	117	—	15,8	39,7	25,5	14,9
62 225	♀	—	—	—	35,8	25,9	14,4
62 227	♂	124	38	15	44,5	26,4	16,4
62 291	♂	126	40	15,9	43,0	—	16,5

Sinne adult. Ich beschränke mich daher hier auf eine individuelle Angabe der Maße der ältesten meßbaren Tiere (Tabelle 27). Eine Rassenanalyse der Art in der Türkei müßte auf besseres Material gestellt werden als bisher.

4.4.1. Ökologie und Verbreitung

Im Südteil ihres Areals wird die Feldmaus ein Gebirgstier, denn nur hier findet sie ihr zusagende Lebensräume (Ognev 1950, Niethammer 1970). Häufig ist sie an den von mir untersuchten Stellen nur auf alpinen Weiden des Yalnızçam, die trockener sind als die von Elevit und Ovit: die beiden von anderen Fundorten stammenden Exemplare wurden mehr zufällig erbeutet. Tabelle 28 gibt die absoluten und relativen Häufigkeitswerte an: 446 FE, die bei Elevit und Ovit (Rize) in alpinen Gebieten gestellt wurden, haben ebensowenig Feldmäuse erbracht wie 1360 FE, die im Waldbereich bei Ülkü und Çat am Rand von Wiesen in Legmauern standen. Eine Feldmaus, die ich bei Han (Ikizdere, Rize) in etwa 800 m Höhe in einer im Walde gelegenen Siedlung einer Katze

Tab. 28. Absolute Zahlen, Abundanz und Dominanz von *Microtus arvalis* im Ostpontus.

Ort und Lebensraum	Höhe	FE	abs. Fangzahlen	Abund.	Dom.
Karanlık Meşe, Wiese am Waldrand	1250—1500 m	260	1	0,39	2,17
Kutul, Weiden oberhalb des Waldes	2200—2400 m	200	34	17,00	73,92
Yalnızçam, 1961, alpine Matten	2300—2500 m	220	4	3,64	9,75
wie oben, doch 1962	2300—2500 m	1100	2	0,36	3,84

abjagte, war von dieser aus einem Heuballen, der kurz vorher aus dem Landesinneren (Vilayet Erzurum) gebracht wurde, herausgefangen worden. All dies bestärkt mich in der Meinung, daß die Feldmaus dem Gebiet der ostpontischen Feuchtwälder primär völlig fehlte und nur an einigen von Menschen veränderten Stellen (Coșandere, Han, Karanlık Meșe) in diesem Gebiet vorkommt. Sie könnte entweder überhaupt passiv dort hingelangen oder wie es wohl im Fall von Coșandere (= Khotz) zutrifft, alten Verkehrswegen gefolgt sein.

Auf alpinen Matten lebt die Art offenbar nur auf offenen Weiden, da sie entlang von Bächen und an steinigen Standorten unter der Konkurrenz der beiden größeren *Chionomys*arten zu leiden hat. Wahrscheinlich hat sie, wie *Pitymys daghestanicus*, im Winter 1961/62 sehr gelitten (4.3.1.5.), da ihre Dichte in diesem Zeitraum etwa auf ein Zehntel zurückging. Die Werte für Kutul sind in Tabelle 26 unvergleichbar hoch, da ein Teil der Fallen vor Ausgänge von Bauen gestellt wurde. Neben den oben genannten, bisher unpublizierten Fundorten aus dem östlichen Schwarzmeergebiet nennt Osborn (1962) noch Meryemana, wo er ein Stück in einem Haus fing, und Material aus Coșandere (Trabzon) befindet sich im British Museum.

Im Elbursgebirge wurde *Microtus arvalis* von Lay (1967) gleichfalls im Bereich der alpinen Zone festgestellt. Die Art lebt dort in Höhen bis 3800 m. Eine im Waldbereich bei Sama auf einer Lichtung erbeutete Feldmaus läßt vermuten, daß für Nordiran das gleiche gilt wie für die Nordosttürkei. Nach Kadatsky (1964) bewohnt sie auch im Lenkoraner Gebiet Bergsteppen zwischen 1400 und 2450 m Höhe. Sie bevorzugt dort feuchtere, nordexponierte Standorte und wird an südexponierten, trockenen Stellen sowie im Tiefland von *Microtus socialis* ersetzt.

4.5. Die Untergattung *Microtus* (*Chionomys*) Miller 1908

Die Untergattung *Chionomys* umfaßt nach Ognev (1950) drei Arten großer Wühlmäuse mit langen Schwänzen und Schädeln, denen die Kantigkeit von solchen anderer *Microtus*-Gruppen selbst im Alter fehlt. Abgesehen von Ellerman (1948) wird die subgenerische Zusammengehörigkeit der beiden alpinen Schneemäuse *M.* (*Ch.*) *nivalis* und *gud* von allen Autoren anerkannt, ja von Vinogradov und Argiropulo (1941) wird sogar nur eine subspezifische Verschiedenheit angenommen. Die dritte, sehr deutlich differenzierte Art, *M.* (*Ch.*) *roberti*, wird heute von den meisten Autoren ebenfalls diesem Subgenus zugerechnet, Thomas

(1906) und NEUHÄUSER (1936b) haben jedoch angenommen, *roberti* repräsentiere eine eigene Gruppe. Meiner Auffassung nach besteht die OGNEVsche Gliederung zu Recht. Die beiden schon äußerlich sehr ähnlichen, in weiten Gebieten sympatrischen und ökologisch erstaunlich übereinstimmenden Arten *nivalis* und *gud* differieren bereits im Merkmal der Komplexität des $M^{\underline{3}}$ derart, daß die Variabilität der Struktur des Zahnes von *roberti* miteingeschlossen wird. Die allgemeine Schädelgestalt und die Tatsache, daß *gud* und *roberti* kaukasisch-ostpontische Endemiten sind, sind starke Argumente für deren Zusammengehörigkeit.

In der mir zugänglichen russischen Literatur finden sich keine Arbeiten, die die äußerst interessanten ökologischen Beziehungen von *M. gud* und *nivalis* ausführlich behandeln. Nur OGNEV (1950) diskutiert kurz das sympatrische Vorkommen der beiden Arten im NW-Kaukasus.

4.5.1. Die systematischen Beziehungen von *Microtus* (*Chionomys*) *nivalis* (MARTINS 1842) und *M.* (*Ch.*) *gud* SATUNIN 1909

Derzeit liegt mir von den beiden Arten folgendes Material vor:

	M. nivalis	*M. gud*
Ovit (Rize)	2	12
Elevit (Rize)	20	23
Yalnızçam (Artvin/Kars)	17	8
Zusammen	39	43

11 dieser Exemplare stammen aus der Coll. FS. Ferner sah ich 20 *gud* aus dem Kaukasus (Coll. BZM) und 1 *nivalis* aus Kayseri (USNM).

Anders als bei den parapatrischen Vertretern (s. 5.1.1.) der Gattung *Pitymys* im Ostpontus, ist bei den beiden an meinen türkischen Fundorten sympatrischen *Chionomys*arten die Determination des Einzelindividuums als erster Schritt einer Analyse zu lösen. Erst dann kann beurteilt werden, ob es sich um zwei Arten oder um zwei diskontinuierliche Phänotypen einer polymorphen Art handelt, oder aber, ob es zwei regelmäßig miteinander hybridisierende Arten sind. Die letzte Alternative ist bei ökologisch so ähnlichen und in weiten Gebieten sympatrischen Arten unwahrscheinlich. Für die Bestimmung nahverwandter Arten sind für die Gattung *Apodemus* verschiedene Methoden angewendet worden (AMTMANN 1965, STEINER 1966, 1968, NIETHAMMER 1969), die auch in diesem Falle nützlich sein können.

4.5.1.1. Variabilität des Schmelzfaltenmusters der Molaren

Bei den beiden Schneemäusen variieren wieder $M_{\overline{1}}$ und $M^{\underline{3}}$ am stärksten (Tabelle 29), während die übrigen Molaren in das allgemeine Schema der Gattung passen. Sehr auffällig ist der Unterschied in der Form des $M^{\underline{3}}$: Der einfache $M^{\underline{3}}$ von *nivalis* hat meist außen und innen nur drei Vorsprünge, relativ selten ist ein vierter kleiner Vorsprung außen oder innen angedeutet (KRATOCHVIL 1956). *M. gud* hat einen komplexen $M^{\underline{3}}$, denn die Mehrzahl der Tiere besitzt außen und innen vier deutliche Zacken, oft ist ein fünfter angedeutet und manchmal voll entwickelt. Der Zahn variiert bei *gud* beachtenswert. Vor allem kann die Form der Schmelzfaltenprismen, aber auch ihre Größe sehr verschieden sein. Die erste „Sichel" am rostralen Ende des Zahnes kann schmal sein, wie wenn sie unter Platzmangel leiden würde (s. auch OGNEV 1950, Fig. 190). Die Vermutung, daß der komplexe Molar eine phylogenetisch jüngere Erwerbung ist und der Vermehrung der Schmelzfaltenzahl noch keine entsprechende der Länge des Molaren gefolgt ist, drängt sich auf. Eine Vermessung des Zahnes wäre eine reizvolle Aufgabe, die ich aus Mangel an technischen Möglichkeiten vorläufig unterlassen habe. NEUHÄUSER (1936b) und OGNEV (1950) verwendeten die Ausbildung des $M^{\underline{3}}$ mit Erfolg als Artmerkmal.

Der $M_{\overline{1}}$ ist hingegen bei *nivalis* komplexer als bei *gud*. Während am $M^{\underline{3}}$ die Zahl der geschlossenen Räume stark variiert und als Merkmal weniger gut verwendbar ist als die Zahl der Zacken, ist dies beim $M_{\overline{1}}$ umgekehrt. Charakteristisch für *gud* ist die offene Verbindung zwischen der ersten Schmelzschlinge dieses Zahnes und dem ersten inneren Dreieck. In meinem Material ist dieses Merkmal konstant, OGNEV (1950) gibt an, daß ausnahmsweise auch bei *gud* das erste Dreieck geschlossen sein kann. Bei *nivalis* ist das erste Dreieck in der Mehrzahl der Fälle von der ersten Schmelzschlinge ganz abgeschnürt, manchmal jedoch nur unvollständig oder einseitig (vgl. z. B. KRATOCHVIL 1956). Die Außenzacke dieser Schlinge (4, d. h. vierte von caudal) ist bei *nivalis* eher rund, bei *gud* aber ausgeprägt spitz. Die Abbildungen von OGNEV (1950) geben diesen Unterschied deutlich an.

Zu Tabelle 29 ist im einzelnen folgendes zu bemerken: Die kaukasischen *M. gud* habe ich 1964 durchgemustert und die Merkmale notiert, alle anderen Schneemäuse erst 1970, im Laufe dieser Untersuchung. Der ohnehin geringe Unterschied zwischen ostpontischen und kaukasischen *M. gud* darf daher nicht überbewertet werden. Es ist auffallend, daß der $M_{\overline{1}}$ der allopatrischen *nivalis*

Tab. 29. Zusammenhänge zwischen der Variabilität von $M_{\overline{1}}$ und $M^{\underline{3}}$ bei sympatrischen *Microtus (Chionomys) nivalis* und *gud* aus dem Ostpontus (*nivalis* n = 37, *gud* n = 42) und allopatrischen aus Tirol (*nivalis* n = 131) und dem Kaukasus (*gud* n = 20). Die Häufigkeit der Fälle in %, die Werte der allopatrischen Populationen in Klammern.

Zahl der Vorsprünge am $M^{\underline{3}}$	*gud*	Zahl der Räume am $M_{\overline{1}}$ *nivalis*		
	6	6	6—7	7
außen und innen drei	— —	10,81 (29,78)	10,81 (19,86)	56,76 (41,24)
außen und/oder innen ein vierter angedeutet	— —	— (3,04)	2,70 (2,28)	18,92 (3,80)
außen und innen vier	80,97 (70,00)	— —	— —	— —
außen und/oder innen ein fünfter angedeutet	16,67 (25,00)	— —	— —	— —
außen und innen fünf	2,36 (5,00)	— —	— —	— —

aus Tirol[3]) dreimal so oft die gleiche Zahl von Dreiecken hat wie *gud*, als die mit diesem sympatrischen ostpontischen Populationen der Art. In der Form des $M^{\underline{3}}$ hingegen nähern sich die sympatrischen *nivalis*-Populationen mehr *gud* als die allopatrischen.

Insgesamt gesehen ist aber die intraspezifische Übereinstimmung zwischen sympatrischen und allopatrischen Populationen so gut und die interspezifische Differenz zwischen den sympatrischen so deutlich, daß man allein nach der Ausbildung der beiden betrachteten Molaren annehmen kann, daß *Microtus nivalis* und *gud* zwei gute Arten sind.

4.5.1.2. Körpergröße und Proportionen

Die nach der Struktur der Molaren determinierten Schneemäuse konnten nun unschwer auf Größen- und Proportionsunterschiede untersucht werden. Abb. 11 gibt die Abhängigkeit von Kopfrumpf- und Schwanzlänge, Abb. 12 von Kopfrumpf- und

[3]) Herrn Dr. Volker Mahnert (Innsbruck) verdanke ich die Möglichkeit, diese Serie untersuchen zu dürfen, wofür ich herzlichst danke.

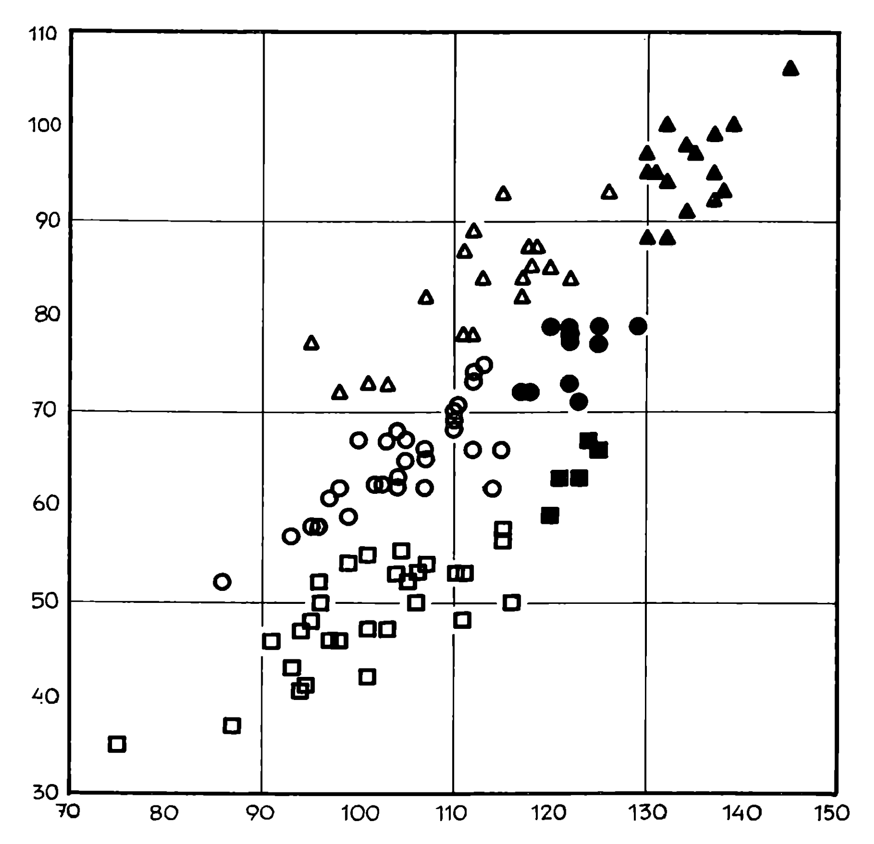


Abb. 11. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Schwanzlänge (Ordinate) und Kopfrumpflänge (Abszisse) bei *Microtus (Chionomys) nivalis* (Quadrate), *M. (Ch.) gud* (Kreise) und *M. (Ch.) roberti* (Dreiecke). Ausgefüllte Symbole adulte, leere Symbole subadulte und juvenile Exemplare.

Hinterfußsohlenlänge an. Selbst bei der beträchtlichen Meßungenauigkeit kann auch nach diesen Merkmalen ein Großteil der Tiere bestimmt werden. Nach der Ausbildung der Cristae in der Interorbitalregion kann man alte, d. h. überwinterte Schneemäuse von diesjährigen gut unterscheiden. Für die adulten habe ich Mittel und Streuung berechnet (Tabelle 30) und ferner die Ergebnisse von t-Tests hinzugefügt.

Interessanterweise sind die beiden Arten etwa gleich groß, die geringe Differenz der KR-Längen insignifikant; der deutliche, signifikante Unterschied in der Schwanzlänge entspricht daher

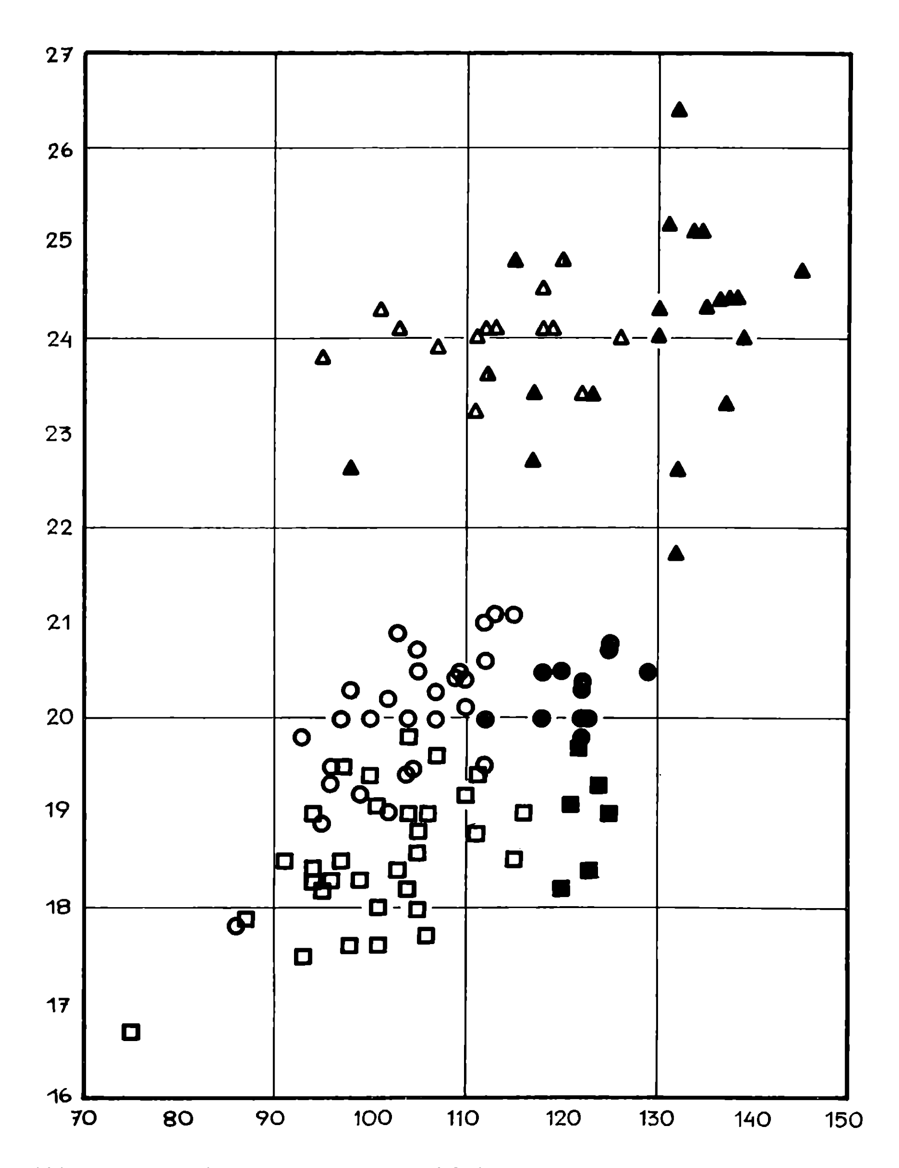


Abb. 12. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Hinterfußlänge (Ordinate) und Kopfrumpflänge (Abszisse) bei der Untergattung *Chionomys*. Nähere Erklärungen siehe Abb. 11.

Tab. 30. Mittel und Streuungsmaße von Körpermerkmalen bei *Microtus (Chionomys) nivalis* und *gud* sowie die Ergebnisse von t-Tests. Verwendet wurden überwinterte Tiere beider Geschlechter.

	KR		Schw		HF		Ohr	
	nivalis	*gud*	*nivalis*	*gud*	*nivalis*	*gud*	*nivalis*	*gud*
n	6	12	5	11	6	12	6	12
$\bar{x}$	122,5	121,5	63,6	76,0	18,95	20,29	16,35	18,00
Min	120	112	59	71	18,2	19,8	15,3	16,2
Max	125	129	67	79	19,7	20,8	17,3	19,0
s	1,87	4,27	3,13	3,29	0,561	0,323	0,683	0,819
v	1,52	3,51	4,92	4,32	2,96	1,59	4,17	4,55
t	0,69		7,23		5,42		4,51	
df	16		14		16		16	
p	n. s.		0,1 %		0,1 %		0,1 %	

einem echten Proportionsmerkmal (Abb. 11). Auch Hinterfuß- und Ohrlänge sind bei *gud* signifikant größer als bei *nivalis* (Abb. 12). Die von NEUHÄUSER (1936a, b) für ihre Subspecies *M.* (*Ch.*) *gud lasistanicus* angegebenen Körpermaße stimmen trotz der individuellen Meßunterschiede gut mit meinen überein.

4.5.1.3. Schädelproportionen

In den Abb. 13—17 habe ich einige Schädelmaße gegen die Condylobasallänge aufgetragen, um auf diese Weise nach Proportionsdifferenzen der beiden Arten zu suchen und um abzuklären, ob es Merkmale gibt, für deren statistischen Vergleich auch subadulte Individuen verwendet werden können.

Die Condylobasallänge alter, d. h. überwinterter Tiere ist wesentlich größer als die jüngerer (vgl. z. B. Abb. 14). Ferner ist der klare Hiatus zwischen diesen beiden Gruppen eine Bestätigung für die richtige Anwendung der Alterskriterien am Schädel. Der Schädel von *gud* erreicht nach meinem Material eine höhere Endgröße als der von *nivalis* (Tabelle 31), trotz der gleichen Körperlänge ist die Differenz statistisch real. Die Jochbogenbreite nimmt ebenfalls ontogenetisch sehr lange zu (Abb. 13), weswegen auch dieses Merkmal nur zwischen adulten Schneemäusen verglichen werden darf. Es liegt hier aber ein leichter Proportionsunterschied vor, denn bei *nivalis* sind z. T. relativ breitere Jochbögen zu finden. Das hier nicht wiedergegebene Korrelationsdiagramm von Condylobasallänge und Schädelbreite

Abb. 13. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Zygomatikbreite (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei der Untergattung *Chionomys*. Nähere Erklärungen siehe Abb. 11.

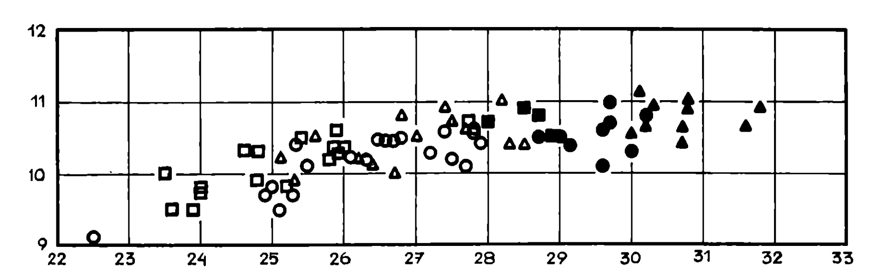


Abb. 14. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Schädelhöhe (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei der Untergattung *Chionomys*. Nähere Erklärungen siehe Abb. 11.

scheint dies zu bestätigen. In der Schädelhöhe gibt es keine ausgeprägten Unterschiede (Abb. 14), die maxillare Zahnreihenlänge von *gud* ist aber bei den meisten Exemplaren größer als bei *nivalis* (Abb. 15) und Tabelle 31 zeigt, daß die Differenz auch einer statistischen Prüfung standhält.

Während die übrigen Schädelmaße ontogenetisch sehr lange noch etwas zunehmen, ist die Interorbitalbreite junger und alter

Tab. 31. Mittel und Streuungsmaße von einigen Schädelmerkmalen bei *Microtus (Chionomys) nivalis* und *gud* sowie die Ergebnisse von t-Tests. Verwendet wurden überwinterte Tiere beider Geschlechter.*

	CB		Zyg		SB		SH	
	nivalis	*gud*	*nivalis*	*gud*	*nivalis*	*gud*	*nivalis*	*gud*
n	5	9	6	10	3	9	4	9
$\bar{x}$	28,58	29,52	16,27	16,68	11,87	12,05	10,72	10,54
Min	28,0	28,7	16,0	15,9	11,8	11,7	10,5	10,1
Max	28,9	30,2	17,0	17,3	11,9	12,4	10,9	11,0
s	0,356	0,476	0,388	0,449	0,054	0,228	0,170	0,268
v	1,2	1,6	2,38	2,69	0,4	1,8	1,5	2,5
t	4,22		1,94		2,45		1,48	
df	12		14		10		11	
p	1,0 %		n. s.		n. s.		n. s.	

	OZR		RB		RH		IO*	
	nivalis	*gud*	*nivalis*	*gud*	*nivalis*	*gud*	*nivalis*	*gud*
n	6	12	5	12	5	11	33	39
$\bar{x}$	6,38	6,96	5,32	5,64	4,76	4,38	4,07	4,22
Min	6,1	6,7	5,2	5,3	4,7	4,1	3,8	3,9
Max	6,6	7,3	5,5	6,2	4,9	4,8	4,4	4,5
s	0,183	0,223	0,130	0,231	0,089	0,204	0,150	0,156
v	2,9	3,2	2,44	4,09	1,9	4,6	3,69	3,69
t	5,84		3,64		5,19		4,099	
df	16		15		14		70	
p	0,1 %		0,1 %		0,1 %		0,1 %	

* nur bei der Interorbitalbreite wurden Angehörige aller Altersstufen berücksichtigt.

Schneemäuse identisch (Abb. 16), und es ist auch kein Artunterschied vorhanden (Tabelle 31). Neuhäuser (1936b) betont, daß die Niedrigkeit des Rostrums von *gud* ein gutes Merkmal zur Bestimmung türkischer Schneemausschädel sei. Abb. 17 zeigt tatsächlich einen Proportionsunterschied in dieser Hinsicht, der statistisch bestätigt wird (Tabelle 31).

Mit Hilfe der Abb. 13—17 ist es nicht möglich, alle Exemplare auf die beiden Arten aufzuteilen. Ich habe deswegen einmal die Rostralhöhe mit der maxillaren Zahnreihenlänge (hier nicht

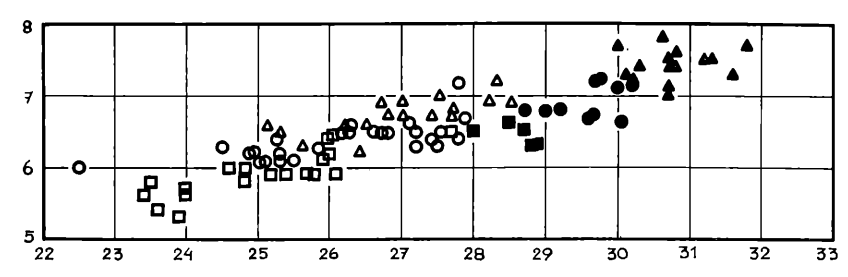


Abb. 15. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von oberer Zahnreihenlänge (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei der Untergattung *Chionomys*. Nähere Erklärungen siehe Abb. 11.

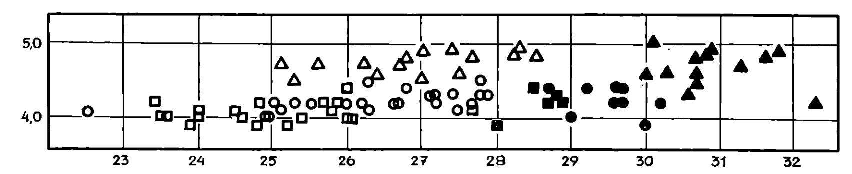


Abb. 16. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Interorbitalbreite (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei der Untergattung *Chionomys*. Nähere Erklärungen siehe Abb. 11.

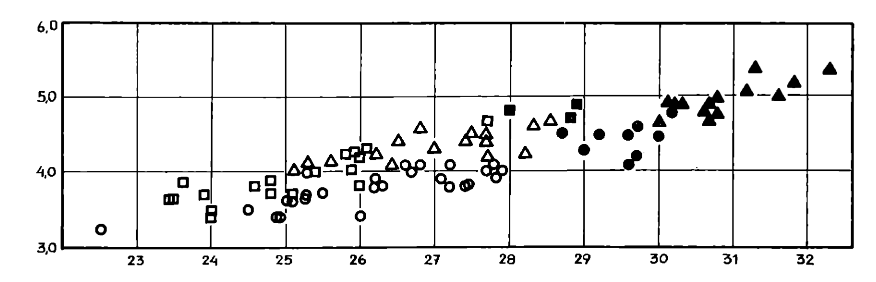


Abb. 17. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von Rostralhöhe (Ordinate) und Condylobasallänge (Abszisse) bei der Untergattung *Chionomys*. Nähere Erklärungen siehe Abb. 11.

wiedergegeben) und dann die OZR mit der relativen Schwanzlänge (Schw in % der KR) korreliert (Abb. 18), um einen graphischen Versuch zur Trennung der beiden Arten zu unternehmen. Diese beiden Merkmale beinhalten die zwei wichtigsten Artkriterien, nämlich die größere Schwanzlänge von *gud* und ihre längeren maxillaren Molarenreihen, die mit der Komplexität des M^3 in Zusammenhang stehen. Diese beiden Hauptmerkmale scheinen

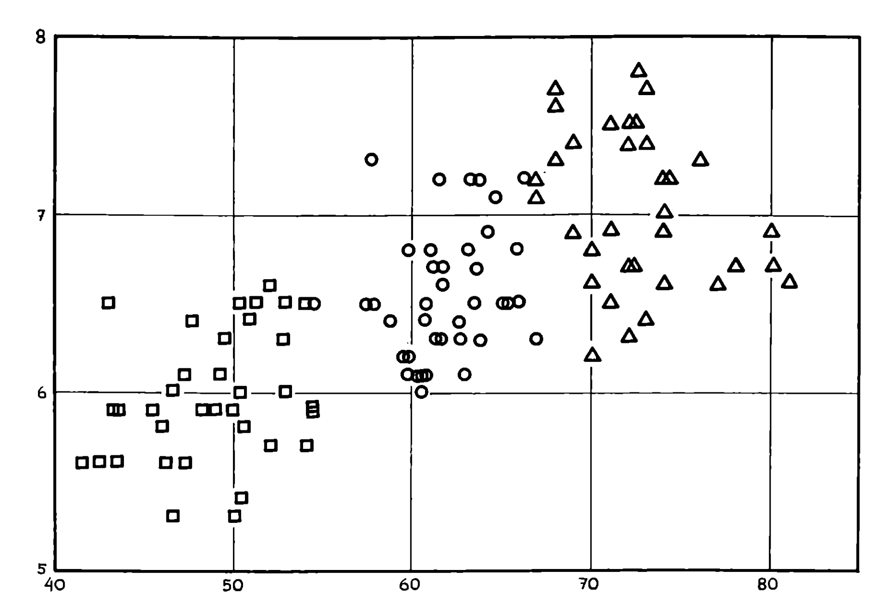


Abb. 18. Korrelationsdiagramm. Abhängigkeit von oberer Zahnreihenlänge (Ordinate) und relativer Schwanzlänge (Abszisse) bei *Microtus (Chionomys) roberti* (Dreiecke), *M. (Ch.) gud* (Kreise) und *M. (Ch.) nivalis* (Quadrate). Alte und junge Tiere.

unabhängig zu sein und sind gleichzeitig die, neben der Spermienform (unveröffentlichte Befunde), einzigen bisher aufgefundenen zuverlässig trennenden. Bei umfangreicherem Material könnte aber immerhin eine Überlappung der metrischen Merkmale auftreten, so daß man auf das Zahnmerkmal zurückgreifen müßte.

Ich bin der Meinung, daß ich damit prinzipiell, auch an Hand meines geringen Materials, die Validität von *Microtus* (*Ch.*) *gud* und *nivalis* klargestellt habe. Bedeutend schwieriger ist die Klärung der subspezifischen Zugehörigkeit (s. 4.5.2. und 4.5.3.).

4.5.1.4. Färbung

Die Färbung der beiden Arten ist sehr ähnlich und zeigt auch paralelle geographische Variabilität. So ist z. B. die Unterseite bei Tieren, die nicht mehr im Jugendkleid sind, grau mit weißlichen Haarspitzen. In der Serie von Elevit (12 Bälge von *nivalis*, 18 von *gud*) treten bei beiden Arten die weißlichen Haarspitzen deutlicher hervor als bei Serien anderer Provenienz.

Die Oberseite ist bei beiden Arten grau mit verschieden starkem Einfluß gelblicher und rotbrauner Töne. Bei *M. gud* aus der Nordosttürkei ist das graue Element vorherrschend. Die dunkelsten Bälge, die dunkelgrau mit ganz wenig gelbem Einfluß sind, stammen aus Ovit (n = 7), die aus Elevit und dem Yalnızçam (n = 8) stimmen gut überein und haben eine leicht bräunliche oder seltener gelb-graue Farbbeimischung. Diesjährige *nivalis*, die nicht mehr das Jugendkleid tragen, sind in der Serie von Elevit mehr fahl gelbgrau, als es überwinterte *nivalis* sind; diese haben im Sommer einen deutlichen bräunlichen Ton. Die Serie *M. nivalis* aus dem Yalnızçam (n = 16) ähnelt der aus Elevit und ist nur etwas dunkler. Der Unterschied zwischen den beiden Arten ist aber bei der Elevit-Serie deutlicher, *nivalis* ist bräunlicher als *gud*. Diese geringe Differenz ist nur in Serien einigermaßen deutlich und ermöglicht keine sichere Einordnung von Einzelexemplaren.

4.5.2. Ökologie, Verbreitung und subspezifische Gliederung von *Microtus* (*Chionomys*) *nivalis*

Beide Schneemäuse sind petrophile Bewohner von Gebirgen, die eine beachtliche vertikale Verbreitung haben. *Microtus nivalis loginovi* OGNEV 1950 lebt im Nordwestkaukasus neben *gud* im Kaukasus-Nationalpark. Diese Unterart hat offenbar ein isoliertes Areal und ist durch dunklere Färbung, geringe Größe, flachen Schädel und besonders kurze Zahnreihen gekennzeichnet. Offenbar ist aber die Validität dieser Subspecies noch zu erhärten, denn dem Beschreiber lagen nur 7, meist junge Tiere vor; die Abb. 201 in OGNEV zeigt ebenfalls den Schädel eines jungen Tieres. Ich sehe keine Möglichkeit, diese Serie betreffende Maßangaben mit türkischen zu vergleichen.

Microtus nivalis trialeticus SCHIDLOVSKI 1919 lebt in Georgien und Armenien. Während die nordkaukasische Form in feuchten Gebieten lebt, sind die Lebensräume von *trialeticus* xerophytische Bergsteppen mit Felshängen und Gebüsch. Im Talysch hat das Vorkommen der Art Reliktcharakter (VERESCHTSCHAGIN 1959, KADATSKY 1964), sie bewohnt dort selbst für sie typische Lebensräume in geringer Dichte. Mir sind keine Maßangaben und Beschreibungen von *nivalis* aus dem Talysch bekannt und LAY (1967) gibt keine für sein Material aus dem Elburs an. Weiter südlich ist die Art in Iran noch im Zagros-Gebirge westlich Isfahan nachgewiesen worden (LAY 1967) und für den Kopet-Dag ist *M. nivalis dementjevi* HEPTNER 1939 beschrieben worden.

Aus der Türkei liegen nicht viele publizierte Nachweise vor. NEUHÄUSER kannte Schneemäuse aus dem Taurus, beschrieb

nach einem Exemplar *M. nivalis olympius* NEUHÄUSER 1936 vom Uludağ und konnte für den Pontus nur auf das Typenexemplar von *M. ponticus* MILLER 1908 hinweisen. Ein dritter Fundort der Art dürfte im Allahuekber Gebirge bei Oltu liegen (von SATUNIN 1907 als *M. leucurus* bestimmt, vgl. OGNEV 1950). Ferner fing OSBORN (1962) ein Exemplar nahe Kayseri auf einem felsigen Hang in 1100 m Höhe. Die hier mitgeteilten Fundorte sind also gleichzeitig die ersten türkischen, von denen wenigstens etwas umfangreicheres Material vorliegt (neuere Aufsammlungen aus dem Taurus sind noch nicht publiziert, vgl. FELTEN, SPITZENBERGER & STORCH, in Vorbereitung). Trotzdem ist es schwierig, die subspezifische

Tab. 32. Variationsbreiten und Mittel (in Klammern) von *Microtus (Chionomys) nivalis* verschiedener Provenienz nach NEUHÄUSER (1936b), OGNEV (1950) und den Werten in Tab. 30 und 31. Die Angaben von OGNEV beinhalten auch junge Tiere, n bezieht sich bei seinen Angaben auf die Gesamtserie.

	n	KR	CB	Zyg	SH
Typus von *M. n. ponticus* (nach NEUHÄUSER 1936b)	1	112	28,3	15,6	—
M. n. ponticus nach Tab. 30 und 31	6	120—125* (122,5)	28,0—28,9 (28,6)	16,0—17,0 (16,3)	10,5—10,9** (10,7)
M. n. trialeticus Georgien, Armenien (OGNEV 1950)	22	96—126	26,0—29,3	15,0—16,8	10,2—10,6

* n = 5 ** n = 4

Zugehörigkeit ostpontischer *nivalis* zu klären. Fest steht nur, daß *ponticus* der älteste Name ist und daß dessen Typus in seinen Maßen gut in meine Serien hineinpaßt, wenn man verschiedene Meßmethoden und sein vielleicht geringeres Alter berücksichtigt (Tabelle 32). Die Form der Pterygoidea des Typus könnte eine individuelle Abweichung darstellen. Meine Fundorte Ovit und Elevit liegen 40 bzw. 60 km östlich der terra typica, die wohl am Paß der Straße von Bayburt nach Of liegt. Der Yalnızçam liegt 180 km weiter im Osten und näher zu Borschomi, der terra typica von *Microtus nivalis trialeticus*, die etwa 120 km ENE des Yalnızçam liegt. Wie der Maßvergleich in Tabelle 32 lehrt, hat *trialeticus* etwas längere Schädel, aber schmälere Jochbögen und stimmt mit

ponticus so gut überein, daß *trialeticus* wahrscheinlich nicht aufrechterhalten werden kann. Die hellere Farbe von *nivalis* aus trockenwarmen Gebieten könnte modifikatorisch bedingt sein und kann die subspezifische Abtrennung solcher Populationen als einziges Merkmal nicht begründen.

Der oben erwähnte Fund im Zagros-Gebirge und das Vorkommen in Palästina lassen vermuten, daß die Schneemaus in allen ökologisch zusagenden Gebirgen der Türkei vorkommt, sich also im Süden bis ins Vilayet Hakkâri finden lassen wird und auch im iranischen Teil Kurdistans und in der westlichen Hälfte des Zagros-Gebirges reliktartig lebt. Das östlichste Vorkommen liegt im Kopet-Dağ (HEPTNER 1939), im östlichen Hindukusch liegt die Westgrenze der zentralasiatischen, felsenbewohnenden Wühlmausgattung *Alticola* (NIETHAMMER 1970), die eine ähnliche ökologische Nische besetzt.

4.5.3. Ökologie, Verbreitung und subspezifische Gliederung von *Microtus* (*Chionomys*) *gud*

Microtus gud lebt im Westkaukasus in bedeutend feuchteren Lebensräumen als in Dagestan. Er besitzt eine bedeutende vertikale Verbreitung von 500 m bis mindestens 2600 m (OGNEV 1950, VERESCHTSCHAGIN 1959). Nach VERESCHTSCHAGIN liegt das ökologische Optimum der Art in der subalpinen Zone des Westkaukasus, die dagestanische Rasse *M. gud lghesicus* SCHIDLOVSKI 1919 ist kleiner als die westkaukasischen *M. g. gud* SATUNIN 1909 und *M. g. nenjukovi* FORMOSOV 1931. *M. gud* ist petrophil, lebt auch im Bereich des Waldes, wenn ich die Angaben bei VERESCHTSCHAGIN und OGNEV richtig verstanden habe, dort, wo dieser nicht geschlossen ist und felsige Standorte vorkommen. Angaben über die ökologischen Beziehungen zu *M. roberti* fehlen; die ebenfalls große, vertikale Amplitude dieser Art läßt aber vermuten, daß sich die beiden Arten, die im Prinzip sehr ähnliche Nischen bewohnen — mit dem Schwerpunkt der einen im Walde, der anderen in der alpinen Zone —, als Konkurrenten ausschließen.

Nach OGNEV (1950) kannte SCHIDLOVSKI die Art aus Lasistan, OGNEV zeichnet jedoch keinen entsprechenden Punkt in seiner Verbreitungskarte ein. VERESCHTSCHAGIN (1959) hat auf seiner Karte einen im Text nicht auffindbaren Fundort in Südgeorgien eingetragen und schreibt, daß das Gebiet von Surami, das vom Kaukasus zum Kleinen Kaukasus überleitet, für die Art nicht geeignet sei, deren Areal somit in zwei deutlich getrennte Teile zerfällt. In der Türkei war bisher nur ein einziger Fundort von *gud* bekannt, der Varsambey-Dag südlich von Rize, die terra

typica von *Microtus* (*Chionomys*) *gud lasistanicus* NEUHÄUSER 1936. Die Typenserie im Berliner Museum ist durch Kriegseinwirkung verlorengegangen (Kl. ZIMMERMANN 1964, mündl.), nur ein Exemplar, mit einer Occipitonasallänge von 27,3 (ELLERMAN 1948, ÇAĞLAR 1966) sicher jung, befindet sich im British Museum. Ich kann den Fundort Varsambey-Dağ (ÇAĞLAR 1966), nach NEUHÄUSER Varsambeg-Dag, nicht exakt lokalisieren. Möglicherweise handelt es sich um den Vercenik Dağ, der etwas westlich von Elevit liegt. Nach meiner Erfahrung ist der westlichste für *gud* vielleicht geeignete Fundort im Pontus der Balaban-Dağ (in Times Atlas Göndeliç Tepe) mit etwas über 3000 m, ENE von Mesudiye, Ordu. Ich sah diesen Berg zwar nur aus einiger Entfernung, doch scheint er geeignete felsige Lebensräume zu bieten. Wahrscheinlich wegen der Konkurrenz mit dem stärkeren *Microtus roberti*, der im Pontus den Feuchtwaldbereich entlang der Bäche dicht bewohnt, wurde *gud* im Pontus nur über der Baumgrenze festgestellt.

Tabelle 33 bringt Größenangaben für verschiedene Subspecies von *M. gud*. Daraus ist erkenntlich, daß mein Material gut zur Typenserie von *lasistanicus* paßt. Damit ist jedoch die Validität dieser Rasse nicht bewiesen, deren Verbreitungsgebiet von denen der kaukasischen disjungiert ist. Obwohl wenig ostpontisches Material vorliegt, halte ich es für möglich, daß der Größenunterschied zwischen *lasistanicus* und *nenjukovi* real ist. Da OGNEV keine individuellen Maßangaben bringt, kann kein statistischer Test durchgeführt werden. Die großen Variationsbreiten bei OGNEV zeigen, daß auch subadulte Exemplare miteinbezogen wurden; die hohen Maxima der KR sind wohl sicher durch verschiedene Meßmethoden erklärlich. Die Differenzen von *lasistanicus* zur geographisch näheren Nominatform sind hingegen so gering und auch Zahn- und Färbungsunterschiede nicht oder kaum vorhanden, daß ich geneigt bin, *lasistanicus* in deren Synonymie zu stellen: auch die Validität von „*lghesicus*" wäre an Hand alter Tiere zu überprüfen. Immerhin erscheint es denkbar, daß *Microtus gud* vom Westkaukasus (*g. nenjukovi*) über dessen zentralen Bereich (*g. gud*) nach Dagestan (*g. lghesicus*) in Form einer Cline kleiner wird und folglich keine der drei Subspecies valid ist, wenn die angegebenen Proportionsunterschiede am Schädel einer Nachprüfung an Hand von ausreichendem Material adulter Tiere nicht standhalten sollten. Bis zur Klärung dieser Frage und aus Mangel an direkter Vergleichsmöglichkeit erscheint mir die Beibehaltung von *lasistanicus* für die von den kaukasischen isolierten transkaukasisch-ostpontischen Populationen von *M. gud* zweckmäßig.

Tab. 33. Variationsbreiten und Mittel (in Klammern) von *Microtus (Chionomys) gud* verschiedener Provenienz nach NEUHÄUSER (1936b), OGNEV (1950) und den Werten in Tab. 30 und 31. Die Angaben von OGNEV beinhalten auch junge Tiere, n bezieht sich bei seinen Angaben auf die Gesamtserie.

	n	KR	CB	Zyg	SH
M. g. gud, Zentralkaukasus, nach OGNEV	116	102,3—144	25—29	14,2—17,0	9,6—11,0
M. g. nenjukovi, Westkaukasus, nach OGNEV	128	120 —152	29,6—32,1*	16,0—18,0	10,2—11,6
M. g. lghesicus, Dagestan, nach OGNEV	4	100 —121	26,4—27,2**	14,1—15,6	8,8—9,3
M. g. lasistanicus,*** Ostpontus nach NEUHÄUSER	3	121 —129 (124,6)	29,1—29,7 (29,3)	16,5—17,0 (16,9)	
M. g. lasistanicus, Ostpontus nach Tab. 30 u. 31	9	112 —129 (121,5)	28,7—30,2 (29,5)	15,9—17,3 (16,7)	10,1—11,0 (10,5)

* Die CB-Angaben für *nenjukovi* weichen bei Ognev so stark von denen für die größte Schädellänge ab, daß ich an einen Irrtum glaube und hier die bei *Chionomys* nur wenig höheren Werte für diese einsetze. (Nach meinen Messungen liegt die Differenz innerhalb der Grenze von 0,5 mm.)

** Inklusive 8 Werte von VERESCHTSCHAGIN (1959)

*** Die Werte eines offensichtlich nicht erwachsenen Tieres habe ich nicht verwendet.

4.5.4. Die ökologischen Beziehungen von *Microtus* (*Chionomys*) *nivalis* und *gud* im Ostpontus

Die Beschreibung des Fundortes von *M. nivalis* bei Kayseri (OSBORN 1962) ist die einzige ökologische Angabe für türkische Schneemäuse in der Literatur. Ich habe meine Befunde über Dichte und Dominanz in Tabelle 34 zusammengefaßt und möchte nun erläuternde Angaben machen. Ovit liegt nahe des Pontus-Hauptkammes, am Fuße eines Nordhanges, und dürfte der kälteste

und feuchteste meiner Fundorte sein. Hier war *gud* der dominierende Kleinsäuger in Legmauern auf feuchten Almwiesen. Ich fing beide Arten in derselben Mauer, ganz nahe beisammen. Außer den beiden *Chionomys*arten fing ich hier nur noch je einen *Apodemus* und einen *Mus* in primitiven Almhütten.

Elevit liegt nicht so hoch und ist wohl weniger feuchtkalt als Ovit. In der Umgebung eines Baches, dort, wo zwischen Steinblöcken üppige, unbeweidete Vegetation wuchs (Mähwiesen), überwog bei weitem *gud*. Von diesem Bach führte ein Weg zwischen zwei Legmauern durch Mähwiesen hangaufwärts, im unteren Teil

Tab. 34. Abundanz und Dominanz von *Microtus (Chionomys) nivalis* und *gud* an den ostpontischen Fundorten von Westen nach Osten.

Ort und Lebensraum	Höhe	FE	*M. nivalis*		*M. gud*	
			Abund.	Dom.	Abund.	Dom.
Ovit, Legmauern in Almengebiet	2300—2400	66	3,07	15,38	16,93	84,62
Elevit, Blockhalde, Legmauern im Almenbereich	1750—1850	220	2,72	20,69	8,20	62,08
Elevit, Bachumgebung	1750—1900	160	0,62	7,69	3,13	38,47
Kutul, felsige Bachschlucht am Waldrand	2200	714	0,14	1,56	—	—
Kutul, alpine Weiden, Juli/August 1962	2200—2400	200	1,50	6,52	—	—
Yalnızçam, alpine Region, Juni 1961	2300—2500	220	3,64	19,52	1,82	9,75
Yalnızçam, alpine Region, Juli/August 1962	2300—2500	1100	0,36	7,69	0,36	7,69

gab es ganz wenig fließendes Wasser: hier fing ich 4 *gud*. Wenige Meter höher, im trockeneren Teil des Weges, erbeutete ich 5 *nivalis*. Eine südwestexponierte Blockhalde beginnt direkt oberhalb der äußersten Häuser von Elevit. In dieser Blockhalde, besonders an deren Rand, fing ich 17 *gud*, dort, wo sie an die Häuser angrenzt, einen *gud* neben einem *nivalis*. In den Häusern von Elevit standen 68 FE; da diese Fallen nicht mit den im Freien gestellten verglichen werden können, habe ich sie in Tabelle 34 weggelassen. Von 19 in Häusern gefangenen Kleinsäugern waren 6 *Apodemus* und 13 *M. nivalis*; 5 davon waren überwinterte Tiere, die sechste alte Schneemaus überhaupt ist die neben *gud* in der Nähe der

Häuser erbeutete! J. NIETHAMMER (1960) hat festgestellt, daß steirische Gelbhalsmäuse gerne Almhütten bewohnen und daß diese gerade von den stärksten Exemplaren besetzt werden.

M. gud besetzt bei Elevit also offenbar die bachnahen Lebensräume sowie ausgedehnte Blockhalden und ist die häufigere Art; *nivalis* lebt zwischen diesen Lebensstätten in Legmauern zwischen Mähwiesen. Die meisten *nivalis* stammen aus Häusern, wo ich keinen *gud* fing. An den Grenzen dieser Lebensstätten, die vielfach verzahnt sind, leben beide Arten nebeneinander.

Im Yalnızçam lebt *M. gud*, wie wir im Juli/August 1962 bei allgemein geringer Kleinsäugerdichte feststellten, auf der Ostseite des Passes nur an nassen Wiesenfleckchen zwischen Steinen am Bach. Die übrige Vegetation war zu dieser Zeit stark abgeweidet und sonnenverbrannt. *M. nivalis* lebte damals an Stellen, die nicht so naß waren, vor allem dort, wo Blockhalden an Weidegebiete angrenzten. Ein Stück wurde an einem Bachrand erbeutet, wo trockenere Weide mit Steinen bis fast zum Wasser reichte. Im Juni 1961 wurde leider nicht sofort erkannt, daß in den Fängen zwei *Chionomys*arten vertreten waren und die ganz genaue Herkunft nicht notiert. Auffallend ist aber, daß der im Vergleich zu *gud* höhere *nivalis*-Anteil mit einer viel geringeren Erfassung nasser, bachnaher Lebensräume einhergeht. Es scheint also, daß der Dichterückgang von 1961 zu 1962 gleichermaßen beide Arten betroffen hat und nichts an ihrer ökologischen Verteilung änderte.

Bei Kutul, auf der Westseite des Yalnızçam, gibt es auf den sanfteren Hügeln und Kuppen der alpinen Region nur sehr lokal felsige Stellen, und *Microtus nivalis* ist daher sehr selten (Tabelle 34). Es konnten keine hoch über der Baumgrenze fließenden Bäche untersucht werden. Der einzige Fall eines nahe beisammenliegenden Vorkommens einer der alpinen Schneemäuse mit *Microtus roberti*, den ich aus der Türkei kenne, betrifft die Bachschlucht bei Kutul an der Waldgrenze. Direkt am Bach in den üppigen Hochstaudenfluren lebt *roberti*, etwa 10 m höher, an der relativ trockenen, aus Steinblöcken verfertigten Straßenbefestigung, fing sich ein *Microtus nivalis*.

4.5.5. *Microtus* (*Chionomys*) *roberti* THOMAS 1906

Diese Art ist die größte des Subgenus *Chionomys* und kann auf den ersten Blick an ihrer braunen Färbung, dem relativ noch längeren Schwanz als ihn *gud* besitzt und nach ihrer Größe leicht erkannt werden. Es ist daher in diesem Kapitel nicht nötig, Bestimmungsmerkmale zu suchen, und es wird neben einer Analyse

der Variabilität vor allem auf die Frage der subspezifischen Gliederung sowie der Ökologie und Verbreitung einzugehen sein.

Es liegt mir derzeit folgendes Material vor: Vilayet Ordu, Akkuş: 2 Ex.; Ulubey: 15 Ex.; Vilayet Giresun, Biçik: 7 Ex.; Vilayet Trabzon, Meryemana: 12 Ex.; Vilayet Rize, Rize: 1 Ex.; Ülkü: 7 Ex.; Çat: 36 Ex.; Ayder Ilıcası: 2 Ex.; Vilayet Artvin, Kutul: 6 Ex. Zusammen 88 Ex. 23 dieser Tiere entstammen der Coll. FS. Ferner sah ich 5 Topotypen aus Meryemana (BM).

4.5.5.1. Variabilität der Molarenstruktur

Die Variabilität der Molaren kaukasischer *Microtus roberti* hat OGNEV (1950) gründlich dargestellt. Über die Ausbildung der Molaren türkischer *roberti* berichteten NEUHÄUSER 1936b und SPITZENBERGER & STEINER 1962. Tabelle 35 bringt einige Merkmale der türkischen Populationen in prozentueller Häufigkeit. Es geht daraus hervor, daß die kaukasischen und ostpontischen Populationen ziemlich gut übereinstimmen. Nach OGNEVS etwas geringerem Material hat der M^3 6—7 geschlossene Räume, bei türkischen *M. roberti* variiert dieses Merkmal folgendermaßen:

Zahl der Räume	3	4	5	6	7
Zahl der Exemplare	2	6	47	19	5

Der Unterschied ist unter Umständen damit zu erklären, daß ich schon bei sehr engen Verbindungen zwei Räume als verbunden betrachtete. Die Zahl von außen 4 und innen 4—5 Zacken am M^3 (OGNEV 1950) entspricht ganz gut den Zahlen in Tabelle 35, abgesehen davon, daß die ostpontischen Populationen doch in etwa 15% der Fälle einen kleinen und in etwa 6% der Fälle einen deutlichen fünften äußeren Vorsprung besitzen. In der englischen Übersetzung von OGNEVS Werk ist irrtümlicherweise angegeben worden, der M_1 besitze 5 geschlossene Räume, statt 6 wie es im russischen Original steht. Damit stimmt auch in diesem Merkmal das kaukasische mit dem türkischen Material gut überein. Am M_1 sind außen fast immer 4 Vorsprünge, ein fünfter ist vorne oft undeutlich ausgebildet; innen hat der Zahn fast immer 5 Vorsprünge.

Folgende Besonderheiten habe ich festgestellt: Bei 16% aller Tiere ist eine „*agrestis*"-Schlinge mehr oder minder deutlich ausgebildet, aber nie abgeschnürt. Bei 2,4% ist auch eine „*exsul*"-Schlinge vorhanden; bei diesen Tieren ist die „*agrestis*"-Schlinge besonders deutlich. Das einzige Tier mit 7 geschlossenen Räumen am M_1 (die Vorderschlinge ist in der Mitte komplett durchgeschnürt) hat auch am M^3 7 Emailfelder. Einmal ist der hintere

Teil des M^3 extrem verlängert, bei asymmetrischer Zahl der inneren Vorsprünge (rechts 4, links 5) und außen 4 Vorsprüngen ist die ± gerade Schleife fast genau so lange wie der Rest des Zahnes. Die Zahnreihenlänge beträgt 7,8 und bildet damit die obere Grenze der Variationsbreite in meinem Gesamtmaterial. Ob die gezeigten geringen Unterschiede der Molarenstruktur zwischen kaukasischen und ostpontischen *Microtus roberti* signifikant sind, könnte nur ein direkter Vergleich zeigen. Wie schon frühere Autoren (NEUHÄUSER 1936b) hervorgehoben haben, ist die Variabilität groß; es finden sich recht oft Exemplare mit asymmetrisch ausgebildetem Gebiß.

Tab. 35. Abhängigkeit der Variabilität von M_1 und M^3 bei nordosttürkischen *Microtus (Chionomys) roberti* (n = 85).

Zahl der Vorsprünge am M^3	Zahl der Räume am M_1			
	4	5	6	7
außen vierter klein, innen vier			1,18	
außen und innen vier		2,35	7,05	
außen vier, innen fünfter klein		1,18	16,47	
außen vier, innen fünf	2,35	4,70	42,35	1,18
außen und innen fünfter klein			7,05	
außen fünfter klein, innen fünf			8,24	
außen und innen fünf			5,88	

4.5.5.2. Körper- und Schädelmaße und subspezifische Gliederung

Vor dem Vergleich verschiedener Maße habe ich den Geschlechtsdimorphismus einiger Merkmale innerhalb der Populationen von Çat und Ulubey mittels t-Tests geprüft und keinerlei signifikante Differenzen festgestellt. Aus Platzgründen verzichte ich auf eine Wiedergabe der diesbezüglichen Werte.

Wie bereits gezeigt wurde, nehmen bei *Micrctus roberti* einige Dimensionen vom typischen kolchischen Feuchtwaldgebiet nach Westen, zur Arealgrenze hin, ab (SPITZENBERGER & STEINER 1962). Dieser Unterschied wurde statistisch überprüft und hat sich bei einigen Merkmalen als signifikant erwiesen. Tabelle 36 bringt nur t-Werte sowie Freiheitsgrade und gibt an, in welchen Merkmalen Populationen aus Rize und Trabzon größer sind als solche aus Ordu oder umgekehrt. Signifikant größer sind die östlichen Populationen in Kopfrumpf-, Ohr-, Condylobasal- und maxillarer Zahnreihenlänge. Die Zygomatikbreite ist nur bei den Topotypen signifikant größer als bei der Ulubey-Serie und das

Diastem bei den Tieren aus Çat. In keinem Merkmal ist die Ulubey-Population statistisch real größer als östliche. Ich habe die insignifikanten t-Werte deshalb ausführlich in Tabelle 36 wiedergegeben, weil sie zeigen, wie die Größenabnahme vom ökologisch optimalen Verbreitungsschwerpunkt zur Arealgrenze hin ver-

Tab. 36. Vergleiche von Körper- und Schädelmaßen adulter *Microtus (Chionomys) roberti* aus Ulubey mit Topotypen aus Meryemana (Trabzon) und mit einer Serie aus Çat (Rize). Angegeben sind t-Werte und in Klammern Freiheitsgrade. Ein + bedeutet, daß im betreffenden Merkmal die verglichene Serie größer, ein —, daß sie kleiner ist, als die aus Ulubey.

Merkmale	Ulubey — Meryemana	Ulubey — Çat
Kopfrumpflänge	2,844 (21) +	2,620 (29) +
Schwanzlänge	0,722 (21) +	0,505 (29) +
Hinterfußlänge	0,456 (21) +	1,383 (29) +
Ohr	4,539 (21) +	4,061 (29) +
Condylobasallänge	2,824 (11) +	4,820 (21) +
Zygomatikbreite	3,368 (15) +	0,238 (21) –
Schädelbreite	0,614 (7) +	0,826 (13) –
Schädelhöhe	0,982 (8) –	1,415 (15) +
Interorbitalbreite*	0,284 (25) –	1,805 (41) –
Diastem	0,052 (21) +	2,740 (25) +
Rostralbreite	0,082 (20) –	0,250 (26) +
Rostralhöhe	0,862 (20) –	0,523 (27) +
Obere Zahnreihenlänge	4,238 (25) +	8,071 (26) +

* auch junge Tiere

schiedene Merkmale ungleich erfaßt, also wie sich dabei Proportionen ändern.

Obwohl auch in den üppigen Teilen des kolchischen Bergwaldes lebende *Microtus roberti* von Population zu Population stark variieren, wie es indirekt aus Tabelle 36 hervorgeht (s. z. B. Zygomatikbreite und Diastem), habe ich alle alten, d. h. überwinterten, Tiere aus den Vilayeten Rize bis Giresun zusammengefaßt und ohne Berücksichtigung des Geschlechts Mittel und Streuungs-

Tab. 37. Mittel und Streuungsmaße einiger Körper- und Schädelmaße von *Microtus (Chionomys) roberti*. Verwendet wurden die Werte adulter Tiere aus dem Zentrum der Feuchtwälder.

Merkmal	$\bar{x}$	Min	Max	s	v	n
Kopfrumpflänge	134,49	130,0	145,0	3,626	2,7	37
Schwanzlänge	96,75	88,0	107,0	5,112	5,3	36
rel. Schwanzlänge	71,77	56,8	81,0	4,315	6,0	36
Hinterfuß	24,22	21,7	26,6	1,045	4,3	37
Ohr	16,73	14,6	19,3	1,085	6,5	37
Condylobasallänge	30,38	29,0	31,8	0,779	2,5	32
Zygomatikbreite	17,37	16,3	18,0	0,516	2,9	26
Schädelbreite	12,34	11,6	12,8	0,293	2,4	25
Schädelhöhe	10,71	10,2	11,1	0,264	2,5	26
Interorbitalbreite*	4,73	4,0	5,3	0,237	5,0	59
Rostralbreite	6,03	5,5	6,4	0,260	4,3	34
Rostralhöhe	4,89	4,4	5,4	0,227	4,6	36
Obere Zahnreihenlänge	7,28	6,7	7,8	0,247	3,4	37

* auch junge Tiere

Tab. 38. Einige Körper- und Schädelmaße von zwei überwinterten *Microtus (Chionomys) roberti* aus Akkuş (24. u. 25. 4. 1967).

	KR	Schw	HF	Ohr	Gew	CB	Zyg	OZR
69 127 ♂	118	99	23,7	13,3	40,5	27,8	16,9	6,9
69 132 ♂	123	90	23,8	15,7	49,1	28,9	16,8	6,8

maße berechnet (Tabelle 37). In Tabelle 38 habe ich einige Maße meiner zwei Exemplare aus Akkuş individuell angeführt, um die steile Größenabnahme zu zeigen, liegen doch z. B. die KR- und CB-Werte beider Exemplare unter dem Minimum der östlichen Populationen.

Nachdem ich festgestellt hatte, daß die Interorbitalbreite ontogenetisch frühem Wachstumsabschluß unterliegt, konnte ich das Gesamtmaterial für statistische Vergleiche dieses Merkmals

verwenden, das mir mit zunehmender Meereshöhe abzunehmen schien. Tatsächlich ist die Interorbitalbreite meiner kleinen Serie aus tiefen Lagen des Vilayets Rize (100—500 m) größer als die meiner Serie aus Çat (1200 m) ($t = 2{,}95$ bei $df = 35$, $p = 1\%$), und auch die Tiere aus Kutul sind signifikant von denen tiefer Lagen verschieden. Parallel mit dieser Abnahme des Zwischenaugenabstandes geht eine etwas deutlichere Ausprägung der bei *M. roberti* an sich sehr schwach ausgebildeten Cristae dieses Bereiches. Die Serie vom oberen Waldrand bei Kutul weicht in der Größe von den Feuchtwaldtieren nicht ab, ist nur deutlich heller (s. 4.5.5.3.).

Wegen der starken Variation zwischen den einzelnen Populationen habe ich in den Abb. 11 bis 18 zur Illustration verschiedener Proportionen nur Individuen einer Population eingetragen, nämlich der von Çat. Auch diese zeigt jedoch eine größere Variationsbreite in verschiedenen Merkmalen als Vertreter der beiden anderen Arten des Subgenus *Chionomys* von drei verschiedenen Fundorten. Mit diesen verglichen, fallen folgende Besonderheiten auf: *Microtus roberti* hat absolut und relativ bedeutend längere Hinterfüße (Abb. 12). Die Art hat auch ein für Microtinen sehr beachtlichen Sprungvermögen, wie ich beobachten konnte. Die relative Schwanzlänge ist noch größer als bei *M. gud* und *nivalis* (Tabelle 37 und Abb. 11). Für adulte Tiere errechne ich folgende Durchschnittswerte: *M. nivalis* = 52,5%, *gud* = 63,0% und *roberti* = 71,7%.

Das Verhältnis von Condylobasallänge zu Zygomatikbreite, Schädelhöhe, maxillarer Zahnreihenlänge (Abb. 13—15) und Schädelbreite (hier nicht wiedergegeben) ändert sich bei den drei Arten nicht auffallend, und auch die Zunahme der Rostralhöhe dürfte keine Proportionsänderung bedeuten (Abb. 17). (Ich habe diese allerdings nicht wie Ognev an der Vorderkante des $M^{\underline{1}}$, sondern an der Stelle ihrer geringsten Höhe gemessen.) Die einzige wesentliche Proportionsänderung, die ich fand, ist die starke Zunahme der Interorbitalbreite von *gud* und *nivalis* zu *roberti* (Abb. 18). Die Bullae sind ebenfalls kleiner, doch habe ich diese wegen der Schwierigkeit einer exakten Vermessung metrisch nicht erfaßt. In der relativ etwa gleichgroßen Schädelhöhe könnte also eine Proportionsverschiebung von den Bullae osseae zum Hirnschädel an sich erfolgt sein.

Die Meinung Ognevs (1930), *Microtus* (*Chionomys*) *roberti* sei eine monotypische Art, kann auf Grund eines Vergleichs des Molarenmusters (Tabelle 35) und der Maße (Tabelle 37) mit den Angaben von Ognev bekräftigt werden.

4.5.5.3. Färbung

Die Oberseite erwachsener Topotypen von *Microtus roberti* ist dunkel bräunlichgrau, oft mit rotbraunem Ton, gelegentlich ist entlang der Rückenmitte ein schwärzlicher Streifen schwach angedeutet (besonders bei Tieren aus Ulubey, SPITZENBERGER & STEINER 1962). Die Serien aus Çat und Ülkü entsprechen bei ziemlich starker Variation von graubraun bis hell rotbraun etwa Topotypen, wobei die Bälge aus Ülkü eher dunkler sind. Sehr dunkel rotbraun ist das eine Tier aus Rize. Aus den beschriebenen Serien fallen der Farbe nach die von Akkuş und Kutul heraus. Die Bälge aus Akkuş sind etwas heller grau als die hellsten von Ulubey, die aus Kutul sind die allerhellsten: hier ist der graue Ton von den Seiten weit auf den Rücken gezogen, nur dessen Mitte ist schwärzlich rotbraun.

Die Unterseite hat dunkelgraue Haarbasen und helle Spitzen, die bei etwa 50% der Tiere mehr oder minder stark braun getönt sind. Diese Tönung ist am dunkelsten bei Bälgen aus Ülkü und Rize ausgeprägt, doch finden sich auch in der Serie von Ülkü Tiere mit hellgrauen, also unverdunkelten Haarspitzen. Die Bälge aus Akkuş und Kutul sind unterseits höchstens sehr hell cremefarben verdunkelt. Die Färbung von *Microtus roberti* folgt demnach ebenfalls der GLOGERschen Regel.

4.5.5.4. Ökologie und Verbreitung

Microtus roberti ist die größte und stärkste Wühlmaus der ostpontischen Wälder, und deshalb hat die Häufigkeit ihres Vorkommens einen großen Einfluß auf die Dichte anderer Wühlmäuse (s. 4.2.2. und 4.1.5.). Tabelle 39 gibt Abundanz und Dominanzwerte der Art an. Sie lebt nach meinen Erfahrungen von der Küste (z. B. Rize) bis zur oberen Waldgrenze (Kutul) an zusagenden Stellen, das sind vor allem Lebensräume entlang von Waldbächen. Bevorzugt werden steinige und üppig mit Kraut- und Staudenvegetation bewachsene, doch waren die Bächlein im Buchenwald bei Akkuş fast ohne solche Vegetation, und es gab fast keine Steine. Die Art lebte dort dementsprechend nur in geringer Dichte und in einer sehr kleinwüchsigen Population (s. 4.5.5.2.); die parallele Erscheinung bei *Pitymys* (s. 4.3.1.7.) ist auffallend. Nach Körpergröße und Abundanz zu urteilen, findet die Art ihr Optimum in Höhen zwischen etwa 1000 und 1500 m. Daß die Art auch vom Bach etwas entfernter vorkommt, wurde bereits berichtet (SPITZENBERGER & STEINER 1962), aber auch an diesen Stellen waren

nasse Flecken vorhanden. Die bei Kutul an der oberen Waldgrenze in üppigen Hochstaudenfluren am Bach lebende Population konnte zwar nur eine recht geringe Dichte und Dominanz aufrechterhalten, doch ist ihre Körpergröße durchaus nicht gering (4.5.5.2.). *M. roberti* schätzt zwar an Steinspalten reiche Lebensräume wie Legmauern, doch scheint Wasser für ihr Vorkommen wichtiger zu sein (s. Verhältnisse bei Akkuş). Ein seit zwei Jahren gefangen gehaltenes Tier exkrementiert z. B. ausschließlich ins Wasser.

Tab. 39. Abundanz und Dominanz von *Microtus (Chionomys) roberti* an den im Wald gelegenen Sammelorten von Westen nach Osten.

Ort und vorherrschender Lebensraum	Höhe	FE	Abund.	Dom.
Akkuş, Buchenwald	1200—1300 m	270	0,74	13,33
Ulubey, Laubmischwald	800—1100 m	987	1,42	14,43
Biçik, Mischwald	1500 m	315	2,22	10,77
Meryemana, Mischwald	1000—1300 m	327	3,67	21,05
Rize, Bach mit Bäumen	100 m	100	1,00	6,66
Ülkü, Legmauern in Wiesen am Waldrand	500 m	1070	0,65	8,75
Çat, Legmauern in Wiesen	1250 m	730	1,64	11,53
Çat, Wald, vorwiegend Bachränder	1150—1300 m	500	4,00	29,82
Ayder Ilıcası, Mischwald	1300—1350 m	340	0,58	10,00
Karanlık Meşe, Mischwald	1250—1500 m	260	—	—
Kutul, obere Waldgrenze*	2200 m	714	0,84	9,37

* Anders als in Tabelle 19 wurden hier nur die aus einer Bachschlucht am Waldesrand stammenden Fänge verwendet, da in den angrenzenden, im Almengebiet liegenden Hochstaudenfluren *M. roberti* fehlt.

Neben Angaben zur Ökologie bringt Tabelle 39 auch eine mit Ausnahme von Altındere (= Scalita) vollständige Liste der bekannten Fundorte in der Türkei. Die Angabe von OSBORN (1962), OGNEV (1950) gäbe die Art für Torul an, ist falsch, denn aus OGNEVs Text geht nicht hervor, daß er Torul als Fundort kenne, und der einzige in der Türkei liegende Punkt seiner Karte bezieht sich auf die terra typica Meryemana (= Sumela). Das Areal der Art deckt sich in Kleinasien, soweit bekannt, mit denen der anderen Charakterformen des kolchischen Feuchtwaldes *Pitymys m. majori* und *Sorex raddei*.

5. Diskussion

5.1. Verwandtschaftsgrad, konvergente morphologische Differenzierung und Konkurrenz

Neben genetischer Eignung einer Art hinsichtlich eines Biotops ist es auch die Konkurrenz mit anderen Arten, die hinlänglich ähnliche ökologische Ansprüche besitzen, die das Vorkommen in einem bestimmten Lebensraum mitbestimmt. Starke Konkurrenz, die ein Nebeneinander im selben Lebensraum verhindert, kann vorkommen

1. bei sehr nah verwandten,
2. bei in Hinblick auf Lebensweise und Ernährung stark konvergenten, aber nicht näher verwandten Arten.

Für beide Fälle liefern die Microtinen des Untersuchungsgebietes Beispiele.

5.1.1. Konkurrenz und Taxonomie nahverwandter Arten

Das am wenigsten weit evoluierte Artenpaar, das in dieser Untersuchung zur Sprache kam, ist das von *Pitymys majori* und *daghestanicus*. Die beiden sind ein gutes Beispiel für morphologisch und ökologisch sehr gut differenzierte Taxa, die aber noch keine vollständig wirksame Fortpflanzungsisolation erworben haben und deshalb in den Kontaktzonen bastardieren. Wahrscheinlich ist die Verträglichkeit der Genkomplexe der beiden gering oder jede der Arten ist ökologisch so weit differenziert, daß genetisches Material der anderen Art für Bastarde einen so starken Nachteil bedeutet, daß sie unterlegen sind. In der Tat sind die Lebensräume der beiden sehr verschieden: im einen Falle deckungsreiche, humide Staudenfluren im Wald und im anderen Falle oft deckungsarme Lebensräume im bedeutend kontinentaler getönten alpinen Bereich. Es hat sich also im untersuchten Gebiet eine sehr enge Bastardierungszone entlang einer scharfen Grenze der für die beiden Arten zusagenden Biotope gebildet. An anderen mosaikartig ineinander übergehenden Lebensraumgrenzen oder in weitflächig intermediären Biotopen wäre eine andere Situation denkbar. Aus Gründen der starken morphologischen Differenziertheit, die nicht nur Größen- und Proportionsunterschiede (Prognathie, kürzere Beine und kürzerer Schwanz sprechen für mehr subterrane Lebensweise), sondern auch Molarenstrukturen umfaßt, und wegen der Häufigkeit von Bastarden neben phänotypisch den Ausgangsarten ähnelnden Exemplaren in der "zone of overlap and hybridization", betrachte ich die beiden als Semispecies im Sinne von SHORT

(1969). Semispecies, nach LORKOVIĆ (1958) und MAYR (1967) auf dem Weg zur vollständigen Speziation befindliche Arten, können zu Superspecies zusammengefaßt werden, und AMADON (1966, 1968) machte den Vorschlag, diese taxonomisch dadurch zu kennzeichnen, daß der älteste Name innerhalb der Superspecies nach dem Gattungsnamen in eckige Klammern gesetzt wird. Ich ziehe diese Schreibweise der LORKOVIĆ (z. B. 1961), der die Superspecies in runde Klammern setzt, vor. Es könnte nämlich sehr leicht eine Superspecies für ein Subgenus gehalten werden, denn der einzige Unterschied zwischen diesen Kategorien wäre ja die Großschreibung des Subgenus. Wenn man AMADON (1966) folgt, würde das in unserem Falle wie folgt aussehen:

Pitymys [majori] m. majori
Pitymys [majori] daghestanicus

Möglicherweise könnten damit die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Pitymys* auch dann hinlänglich genau ausgedrückt werden, wenn sich diese entgegen der Ansicht vieler Autoren (z. B. KRATOCHVIL 1964, ŠEBEK 1960) und auch entgegen meiner. Meinung als Subgenus von *Microtus* erweisen sollte, wie z. B. OGNEV (1950), NIETHAMMER (1970) und BAUER (mündl.) glauben. Die Darstellung der Gliederung wäre demnach (nur für die Nominatform *majori* durchgeführt):

Microtus (Pitymys) [majori] m. majori
oder
Pitymys (*Arbusticola*) *[majori] m. majori*

Vorläufig möchte ich jedoch aus zwei Gründen auf diese Darstellungsweise verzichten:

1. Wäre vorher durch Analyse an anderen Stellen der „Superspecies" *P. majori* zu zeigen, ob die Verhältnisse bei Kutul typisch sind oder eine Ausnahme darstellen und entsprechende Konsequenzen zu ziehen;
2. würde vorher eine Revision der ganzen Gruppe zeigen müssen, ob *Pitymys* zu *Microtus* zu stellen ist oder ob *Pitymys* ein gutes Genus ist, das vielleicht in Subgenera zerlegt werden kann. Für die vorderasiatische Gruppe käme dann das Subgenus *Arbusticola* SCHIDLOVSKI in Frage. Nach SIMPSON (1961) ist es angezeigt, bei Einführung einer subgenerischen Gliederung alle Angehörigen der betreffenden Gattung auf die Untergattungen aufzuteilen, was im vorliegenden Falle erst nach vergleichenden Studien der amerikanischen und der eurasischen *Pitymys* durchgeführt werden könnte.

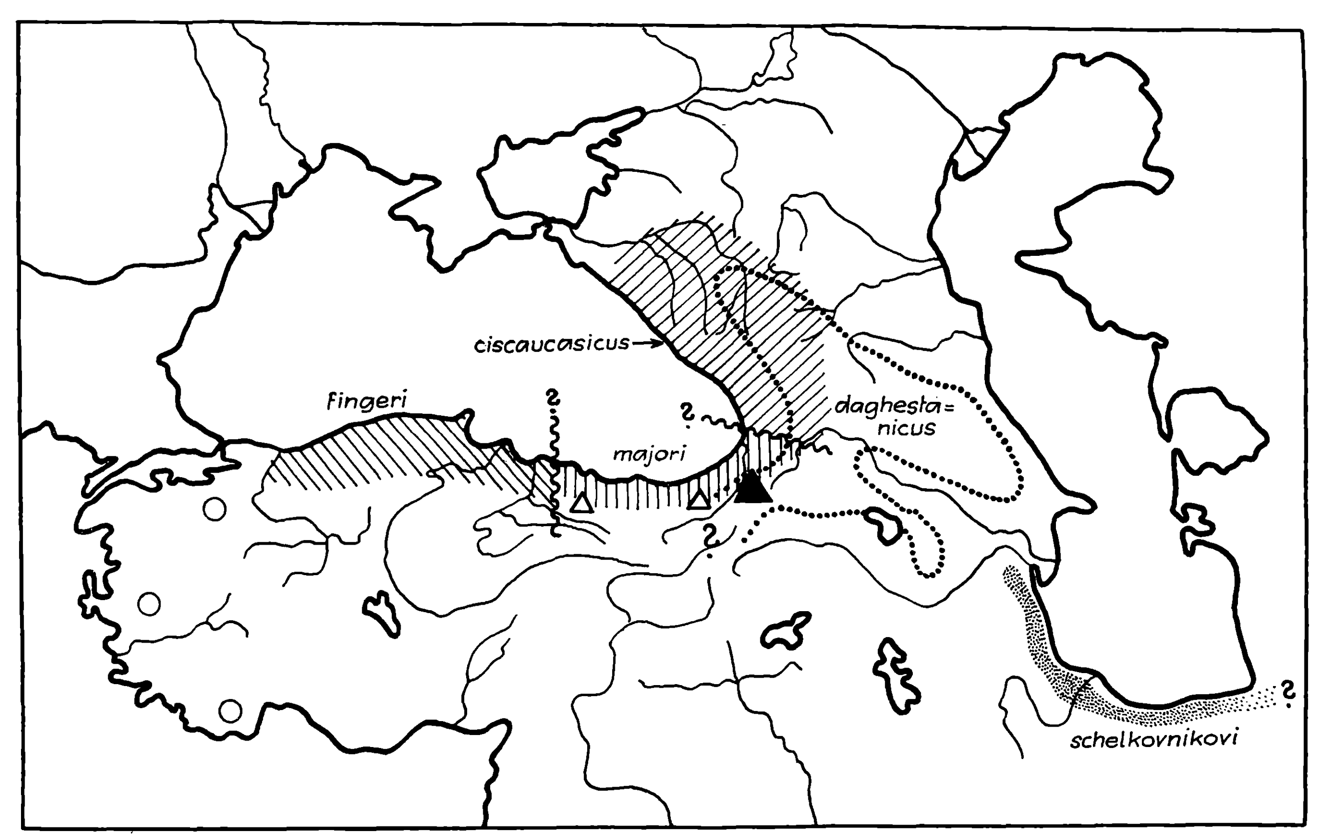


Abb. 19. Areale von *Pitymys majori* (schraffiert), *daghestanicus* (mit Punktereihen umgrenzt) und *schelkovnikovi* (punktiert), stark schematisiert und verallgemeinert. Die westkleinasiatischen Isolate sind mit Kreisen dargestellt; ihre genaue systematische Stellung ist nicht bekannt. Die Stelle, wo Bastardierung nachgewiesen wurde, ist mit schwarzem Dreieck, Orte mit mutmaßlicher Bastardierung mit weißen Dreiecken eingezeichnet.

Ich schreibe daher vorläufig einfach *Pitymys majori* und *P. daghestanicus* und füge hinzu, daß sich diese beiden Taxa bei Kutul wie Semispecies verhalten. Damit ist über die bisher nicht genau bekannten Beziehungen anderer Angehöriger der Superspecies *Pitymys majori* nichts ausgesagt worden.

Beim derzeitigen Stand unserer Kenntnisse ist es nicht leicht zu entscheiden, ob das Vorkommen der beiden *Pitymys* vollkommen dem allopatrischen Verbreitungsmuster mit allopatrischer Bastardierung entspricht oder ob es ein Fall sympatrischer Verbreitung mit beschränkter Syntopie*) ist: Der Begriff „sympatrisch" schließt „alle Populationen ein, deren Individuen in einem gemeinsamen Grenzraum während der Fortpflanzungszeit leben, auch dann, wenn die Biotope, in denen sie vorkommen, sich räumlich nicht überschneiden", definiert MAYR (1967, p. 31) mit CAIN (1953).

Diese Schwierigkeiten können umgangen werden, wenn man nicht versucht, den Begriff der parapatrischen Verteilung entweder dem allopatrischen (SMITH 1965) oder dem sympatrischen (KEY 1968) Modus unterzuordnen, was an und für sich bei den verschiedenen Ausbildungsmöglichkeiten eines Kontaktes „angrenzender" Areale ohnedies eine meist gewaltsame Entscheidung sein muß. Ich schlage daher vor, den Begriff der Parapatrie für Grenzfälle zu verwenden und in ungenügend bekannten Fällen, wie dem vorliegenden, mit dem Zusatz der vorläufigen Zuordnung zu versehen, damit der Begriff nicht an Schärfe verliert.

Die Enge des Bastardierungsgürtels unseres Falles dürfte auf folgende Faktoren zurückzuführen sein:

1a. Wechselseitige ökologische Untauglichkeit im Lebensraum des anderen;

1b. So starke ökologische Überlegenheit im eigenen Lebensraum, daß die andere Art daneben nicht existieren kann (LACK 1949, MAYR 1967);

2. So weit fortgeschrittene Artbildung, daß Bastarde unterlegen im weitesten Sinne sind und ausgelesen werden, wobei 1a oder 1b eine Rolle spielt;

3. Fehlen einer spezifischen ökologischen Einnischung. Beide Arten haben zwar ökologisch differente Lebensräume besiedelt, füllen aber in diesen sehr ähnliche Nischen aus.

* Darunter verstehen wir das unmittelbare Nebeneinanderleben von Vertretern zweier oder mehrerer Arten, während bei Sympatrie dieser unmittelbare Kontakt nicht gegeben sein muß.

Es kann also festgehalten werden, daß bei Kutul die provisorisch als parapatrisch angesehenen Semispecies *Pitymys majori* und *daghestanicus* abgesehen von einem engen Bastardgürtel vikariieren. Die Art ihrer Konkurrenz kann nicht genau erschlossen werden, da sie bei Kontakt bastardieren.

Anders als bei den beiden Halbarten der Gattung *Pitymys* liegen die Verhältnisse beim Subgenus von *Microtus*, *Chionomys*. Hier ist die phänotypisch sichtbare morphologische Differenzierung weniger weit vorgeschritten als die Ausbildung von Isolationsmechanismen. OGNEV (1950), NEUHÄUSER (1936a, b) und ich konnten keinen Fall von Bastardierung dieser sehr ähnlichen sympatrischen und syntopen*) Arten finden. Die beiden konkurrieren, können aber durch die wechselseitige Überlegenheit in verschiedenen Nischen im gleichen Großlebensraum unbeschränkt nebeneinander leben. Eine ganz ähnliche ökologische Verteilung scheint sich auch z. B. bei der Gattung *Apodemus* in Mitteleuropa zu finden, und zwar in Lebensräumen, die für zwei oder drei Arten durch ihre Mosaikstruktur Lebensmöglichkeiten bieten, nur daß bei den beweglicheren Waldmäusen der Begriff „Nische" weniger räumlich zu verstehen ist. Ein weiteres Beispiel ist das der nordfinnischen Populationen von *Microtus oeconomus* und *agrestis* (TAST 1966, 1968) wo Dichteschwankungen des stärkeren *oeconomus* die Biotopwahl von *agrestis* beeinflussen. Da *Chionomys gud* und *nivalis* im Pontus offenbar parallele Dichteschwankungen haben (4.5.4.), scheint ihre ökologische Verteilung recht stabil zu sein.

Ein Fall geographischen Nebeneinandervorkommens bei gleichzeitigem Biotopausschluß (MAYR 1967) in weiterem Sinne als bei den beiden finnischen Wühlmäusen wird zwischen *Microtus* (*Chionomys*) *gud* und *roberti* vermutet. Die Tatsache, daß *gud* im Kaukasus stellenweise im Waldbereich lebt, dürfte mit dem Fehlen von *roberti* in diesen Gebieten erklärlich sein. Der kräftigere *Microtus roberti* ist wahrscheinlich ökologisch so plastisch, daß er *gud* auch an nicht direkt am Wasser liegenden steinigen Lebensstätten in lockerem Wald, selbst wenn Verbindung zu alpinen Felsbiotopen besteht, verdrängen kann.

5.1.2. Konkurrenz von Angehörigen verschiedener Genera

Die drei waldbewohnenden Wühlmäuse *Microtus* (*Chionomys*) *roberti*, *Pitymys majori* und *Clethrionomys glareolus* sind hinreichend verschieden in Anpassungstyp und Größe, daß sie auch im gleichen

*) Diesen Begriff verwende ich nach einer Anregung von Herrn Dr. H. PAULUS. Erst im Nachhinein stellte es sich heraus, daß er offenbar nirgends definiert ist.

Lebensraum nebeneinander leben können, wenn auch bei ihnen Konkurrenz eine Rolle spielt. Ich habe oben z. B. gezeigt, daß hohe Dichte von *M. roberti* auf die von *P. majori* einen negativen Einfluß hat und vermute auch gegenseitige Beeinträchtigung der beiden kleinen Arten.

Recht ungeklärt sind die Beziehungen von *Microtus arvalis* und *Pitymys daghestanicus* im Almengebiet des Yalnızçam. Beide Arten kommen mosaikartig nebeneinander vor, und *Pitymys* lebt in Bauen, die denen von *Microtus arvalis* ähneln. Dieser Fall bedürfte einer weiteren Analyse.

Wohl keine Konkurrenz gibt es zwischen *Prometheomys schaposchnikovi* und *Microtus arvalis*, die beide in beachtlicher Dichte und durchwegs nebeneinander auf ein und derselben Wiese leben können. Die beiden Arten sind in Größe und Anpassung so stark differenziert, daß sie nur sehr mittelbare Konkurrenten sind. Es fällt aber auf, daß *Pitymys* neben *Prometheomys* nicht vorkommt. In den benachbarten üppigen Hochstaudenfluren entlang der Bäche lebt die *Pitymys*-Bastardpopulation, aber weder *Microtus arvalis*, der geringe Deckung vorzieht, noch *Preomtheomys*.

5.1.3. Konkurrenz konvergent angepaßter, aber nicht nahverwandter Arten

Die extrem wühlenden Nagergattungen *Spalax*, *Ellobius* und *Myospalax* vertreten einander in Asien meist geographisch (NIETHAMMER 1970) und demonstrieren damit deutlich, daß auch entfernter verwandte subterrane Arten einander ausschließen, daß also die Konkurrenz bei Pflanzenfressern subterraner Lebensweise härter ist als z. B. beim normalen Microtinentyp.

Ganz in dieses Bild passen auch die Beziehungen von *Prometheomys*, *Spalax* und *Ellobius* im Kaukasus-Transkaukasusgebiet. Ein Blick auf die diesbezüglichen Verbreitungskarten von VERESCHTSCHAGIN (1959) zeigt, daß sich die Areale außer in Ciscaucasien (*Spalax* und *Ellobius*) nicht überdecken. Besonders interessant ist demnach das Vorkommen von *Spalax leucodon* und *Prometheomys schaposchnikovi* im gleichen Gebirgsstock, nämlich dem Yalmzçam. *Spalax* lebt weitverbreitet im kontinentalen Hochland von Kars, das zum Kaspischen Meer hin entwässert wird, und reicht über die Wasserscheide zum Schwarzen Meer bis in Höhen von 2400 m herab, um dann ganz plötzlich zu fehlen. Etwa hier lag auch die ursprüngliche Waldgrenze, und in Höhen von 2150 bis 2350 m lebt hier *Prometheomys*. Da *Spalax* auch andere feuchte Gebiete des Ostpontus (wo *Prometheomys* fehlt) nicht besiedelt, ist schwer

zu entscheiden, ob die Vikarianz der beiden im Yalnızçam nur auf Unfähigkeit, den einen oder anderen Biotop zu besiedeln, oder aber auf Konkurrenz beruht. Das dritte, streng subterrane Säugetier im Yalnızçam, der Maulwurf *Talpa caeca*, lebt vom Gebiet der heutigen Waldgrenze an bis auf die Ostseite des Yalnızçam und kommt somit neben beiden subterranen Nagern vor.

Es darf festgehalten werden: *Pitymys daghestanicus*, *Prometheomys schaposchnikovi* und *Spalax leucodon* sind zunehmend an subterrane Lebensweise angepaßte und in der gleichen Reihenfolge größer werdende Nager. Zwei in dieser Folge nebeneinanderstehende Arten können nicht direkt im gleichen Lebensraum existieren, die beiden Extreme jedoch schon.

5.2. Faunengeschichtliche Aspekte

Die rezente Verbreitung der meisten Säuger Kleinasiens ist so ungenügend bekannt und es liegen so wenig Fossilfunde vor, daß unter dieser Überschrift eigentlich nur Vermutungen angestellt und Fragen aufgeworfen werden können. Auch die Arbeit von Vereschtschagin (1959) bringt nur wenig Hilfe, da der Autor bei Kleinsäugern keine befriedigende systematische Gliederung durchführte.

Die Vereisung des Ostpontus war offenbar nicht sehr weitgehend, im Vilayet Rize z. B. dürften die Gletscherzungen in den Tälern nur etwa bis 1200 m herabgereicht haben. Dies entspricht der Übersicht, die Moreau (1955) gegeben hat und den Erfahrungen von Tchernov (1968) hinsichtlich der kaum merkbaren Wirkung der einzelnen Vorstöße auf die pleistocänen Faunen Israels. Im Gegensatz dazu steht die Meinung von de Lattin (1967), der sein „kaspisches Zentrum“ des Arboreals auf die Südhänge des Kaukasus, das westliche Transkaukasien und das Talysch-Elburssystem beschränkt sehen möchte, wenn ich seine Ansicht aus Abb. 96 richtig entnommen habe. Die heutige Verbreitung der meisten ostpontischen Säugetiere kann natürlich bereits das Ergebnis einer postglazialen Arealausweitung sein, so daß sie keine diesbezüglichen Argumente liefert. Die Verbreitung von höchstens zwei Arten könnte die Annahme de Lattins stützen: Sollte *Prometheomys* sich in der Türkei weiter westlich als im Yalnızçam wirklich nicht nachweisen lassen, würde dies beim Reliktcharakter der Art ein starkes Argument darstellen. Ferner wurde *Sicista caucasica* (Rodentia, Dipodidae Zapodinae), ebenfalls ein Relikt, bisher in der Türkei nicht nachgewiesen, lebt aber im Kaukasus, Georgien und Armenien (Vereschtschagin 1959). Da diese Art

schwer zu fangen ist, ist dieser negative Nachweis bisher ungenügend untermauert.

Die Bezeichnung „kaspisches" Zentrum für den Kaukasus und das Talysch-Elbursgebiet zusammen erscheint mir sehr unglücklich, besonders da die Faunen des Kaukasus-Ostpontus auf der einen und des Talysch-Elbursgebietes auf der anderen Seite offenbar verschiedener sind als man bisher annahm.

Die schwierige Frage ist nun die nach den Entstehungsgebieten der verschiedenen endemischen Arten. Die Waldbewohner *Pitymys majori* und *schelkovnikovi* sowie *Microtus* (*Chionomys*) *roberti* bieten hier keine Probleme; sie haben sich wohl im wesentlichen an Ort und Stelle entwickelt, denn ihre Verbreitung fällt mit dem Gebiet der endemiten- und reliktreichen kolchischen bzw. hyrcanischen Wälder zusammen. Auch *Prometheomys* entstand im Kaukasus (VERESCHTSCHAGIN schreibt ihm miozänes Alter zu) und hat an hier geeigneten Stellen die Eiszeit überdauert. Schwerer ist die Frage nach den Gebieten, in denen sich *Pitymys daghestanicus* und *Microtus* (*Chionomys*) *gud* differenziert haben, zu beantworten. Auf Grund der bekannten chorologischen Einzelheiten möchte ich folgende Arbeitshypothesen aufstellen: *Microtus gud* hat sich als hygrophiler Bewohner alpiner Felsbiotope im Kaukasus entwickelt. Schwer vorstellbar ist hiebei, auf welche Weise die Art von *Microtus roberti* isoliert war. *Micrctus nivalis* als ähnliche Art lebte weiter im Süden und besiedelte in einem Interglazial den Kaukasus; *Microtus* (*Chionomys*) *nivalis loginovi* OGNEV 1950 ist ein Relikt dieses Vorstoßes. Auch das sympatrische Vorkommen von *gud* und *nivalis* im Ostpontus ist sekundärer Natur.

Pitymys daghestanicus endlich ist trockenheitsliebender als *majori* und könnte, durch vereiste Gebirge von diesem getrennt, in Trockenwäldern Transkaukasiens oder des Pontus-Südabhanges oder in weiter im Landesinneren liegenden Gebirgen sich entwickelt haben. Die Trennung dürfte später erfolgt sein als im Falle der *Chionomys*-Gruppe.

5.3. Einfluß der Alterszusammensetzung auf die Variation

Schon früher (STEINER 1966, 1968) habe ich auf die taxonomische Bedeutung einer strengen Auswahl wirklich alter Tiere bei Arten mit spätem oder gar keinem Wachstumsabschluß vor ihrer Verwendung in biometrischen Analysen hingewiesen. Auch in dieser Arbeit habe ich als „adult" nicht sexuell mature (z. B.

HAITLINGER 1970) Exemplare (die bei der Feldmaus nicht älter als 14 Tage zu sein brauchen), sondern überwinterte oder, bei kleinen Arten, Angehörige des ersten Frühjahrswurfes im Herbst verstanden. Solcherart habe ich für viele Merkmale mein Material stark verringert, doch hat die meist geringe Varianz (als deren Anzeiger ich den Variabilitätskoeffizienten „v“ nehme) gezeigt, daß dieses verbleibende Material einheitlich ist. Ich glaube, darin auch eine Erklärung für die Tatsache zu finden, daß Säugetiere nach den meisten Angaben stärker zu variieren scheinen als Vögel: Vögel haben einen frühen Wachstumsabschluß und streuen deshalb meist weniger als Säuger, wenn man bei diesen keine straffe

Tab. 40. Größenordnung des Variabilitätskoeffizienten (v) bei einigen Schädel- (Condylobasallänge, Zygomatikbreite und Schädelhöhe) und Körpermaßen (Kopfrumpflänge und Hinterfuß- sowie Schwanzlänge) bei adulten vorderasiatischen Microtinen.

	Schädelmaße	KR, HF	Schw
Prometheomys sch.	1,0—2,8	3,8—4,9	—
Clethrionomys g.	2,4—3,0	2,4—3,3	7,3
Pitymys majori	2,0—2,8	3,0—3,2	8,2
P. daghestanicus	1,5—2,0	2,4—2,7	8,7
P. schelkovnikovi	1,8*	3,0—4,3	9,3
Microtus (Ch.) nivalis	1,2—2,4	1,5—3,0	4,9
M. (Ch.) gud	1,6—2,7	1,6—3,5	4,3
M. (Ch.) roberti	2,5—2,9	2,7—4,3	5,3

* nur SH

Altersgliederung durchführt. Nach MAYR (1967) ist v linearer Maße bei Vögeln oft nur 1,0—2,5, bei Säugern aber meist über 3—5. In meinem Material liegt hingegen v bei einer Auswahl von Schädelmaßen zwischen 1,0 und 3,0, bei den mit großem Meßfehler behafteten Körpermaßen KR und HF zwischen 1,5 und 4,9, aber bei der Schwanzlänge zwischen 4,3 und 9,3; gerade für letztere ist aber ein großer Einfluß der Umgebungstemperatur während der ersten Wachstumszeit auf die Endgröße nachgewiesen (Tab. 40).

Säugetiere scheinen demnach nicht unbedingt stärker zu variieren als z. B. Vögel.

Zusammenfassung

In den Jahren 1961 bis 1969 sammelte ich mehrmals in vorher säugetierkundlich wenig bekannten Gebirgen Vorderasiens neben anderen Kleinsäugern Wühlmäuse (Microtinae) für eine systematisch-biologische Analyse auf. Mein Material stammt aus folgenden Großlebensräumen: Aus den Zonen kälteempfindlicher, mäßig winterharter und winterharter kolchischer Feuchtwälder sowie aus der alpinen Region des Ostpontus und aus den hyrcanischen Wäldern des Talysch- und des Elbursgebirges (Abb. 1, 2). Ostpontus-Kaukasus und Talysch-Elburs bilden nach ihren Microtinenfaunen je eine Einheit (s. Schema p. 103). Im Untersuchungsmaterial befinden sich nach meinen Befunden an 454 Exemplaren Angehörige folgender Taxa:

Familie Cricetidae

Unterfamilie Microtinae

Tribus Fibrini

Prometheomys schaposchnikovi SATUNIN 1901
Clethrionomys glareolus ponticus THOMAS 1906

Tribus Microtini

Pitymys m. majori THOMAS 1906
Pitymys daghestanicus (SCHIDLOVSKI 1919)
Pitymys schelkovnikovi (SATUNIN 1907)
Microtus (Microtus) arvalis transcaucasicus OGNEV 1924
Microtus (Chionomys) nivalis ponticus MILLER 1908
Microtus (Chionomys) gud lasistanicus NEUHÄUSER 1936
Microtus (Chionomys) roberti THOMAS 1906

1. *Prometheomys schaposchnikovi* ist eine subterrane Reliktart, die an der oberen Waldgrenze nicht zu trockene Wiesen bewohnt und im Westteil des Kaukasus und im Yalnızçam-Gebirge in NE-Kleinasien vorkommt. Es wird darauf hingewiesen, daß die Verbreitung der Art für die Erforschung der pleistozänen Ausdehnung des kolchischen Waldes Anhaltspunkte geben könnte.

2. *Clethrionomys glareolus ponticus* ist erstaunlicherweise in zusagend erscheinenden Waldtypen unregelmäßig verbreitet und findet in Westtranskaukasien die Ostgrenze seines südlichen Arealzweiges.

3. *Pitymys majori* ist eine Charakterart des kolchischen Feuchtwaldes und ist vom Ostpontus bis in die Westhälfte des Kaukasus verbreitet: Die Nominatform ist auf den Ostpontus, *P. m. ciscaucasicus* (OGNEV 1924) auf den Kaukasus beschränkt, die Grenzen der beiden Subspecies sind nicht bekannt. Als Ergebnis

ausführlicher Analysen darf festgehalten werden, daß sich *Pitymys daghestanicus* und *P. m. majori* im Yalnızçam-Gebirge in Größen-, Proportions- und Strukturmerkmalen sowie in der Lebensweise und ökologischen Verteilung wie deutliche Arten unterscheiden, daß sie aber in einer nur wenige 100 m breiten Zone an der oberen Waldgrenze einen Bastardgürtel ausbilden. Daraus wird die Folgerung gezogen, daß sie trotz ihrer morphologisch-ökologisch deutlichen Differenzierung den Weg zur Speziation noch nicht vollendet haben und als Semispecies anzusprechen sind (Tabelle 5 bis 18, Abb. 3—10).

4. *P. daghestanicus* lebt im Ostkaukasus und reicht nach Westen in das Areal von *P. m. ciscaucasicus*. Es wird die Frage aufgeworfen, ob „*P. m.*" *suramensis* (HEPTNER 1948) nicht auf Bastarde der beiden Semispecies begründet sein könnte. Dies könnte auch auf das westpontische Taxon *P. m. fingeri* NEUHÄUSER 1936 zutreffen, das vorläufig nicht beurteilt werden kann. Die Südgrenze des Areals von *daghestanicus* liegt in Armenien; es wird eine Fortsetzung dieses Arealteiles nach Westen vermutet (Abb. 19).

5. Der Endemit hyrcanischer Wälder *Pitymys schelkovnikovi* (SATUNIN 1907) ist von den beiden genannten *Pitymys*arten durch Größen-, Proportions- und Strukturmerkmale deutlich getrennt (Tabelle 22—25).

Das Subgenus *Microtus* (*Chionomys*) MILLER 1908 beinhaltet drei Arten, von denen bisher keine Bastarde gefunden wurden:

6. *Microtus nivalis* ist ein von den Pyrenäen bis in den Kopet-Dağ verbreiteter Bewohner felsiger Lebensräume, meist der alpinen Zone. Im untersuchten Raum lebt eine offenbar isolierte Rasse im Nordwestkaukasus. Ferner kommt die Art in allen zusagenden Gebirgsstöcken der NE-Türkei und offenbar auch Nordirans vor.

7. *Microtus gud* unterscheidet sich von der obigen Art auffallend nur in drei Merkmalen: der Molarenstruktur, der Schwanzlänge und der Form der Spermienköpfchen. Beide Arten kommen sympatrisch und syntop vor. Eine minimale ökologische Trennung erfolgt durch die Bevorzugung von etwas feuchteren Stellen innerhalb der alpinen Felsbiotope durch *M. gud*.

8. *Microtus roberti* ist wie *Pitymys majori* ein Charaktertier der kolchischen Feuchtwälder und ist eine sehr gut unterschiedene Art, die am Rand ihres Areals im Vilayet Ordu kleinwüchsige Populationen gebildet hat. Die beiden kleineren und generisch verschiedenen Arten *Pitymys majori* und *Clethrionomys glareclus*

leiden unter seiner Konkurrenz in gewissem Maße, können sich aber neben ihm halten, wenn seine Dichte nicht allzu hoch ist.

9. Der Variabilitätskoeffizient von Schädelmaßen wirklich alter, also überwinterter oder dem ersten Frühjahrswurf entstammender, im Herbst gefangener Tiere, liegt bei in dieser Arbeit untersuchten Microtinen zwischen 1,0 und 3,0. Der Variabilitätskoeffizient von linearen Maßen liegt bei Wühlmäusen damit nicht generell höher als bei Vögeln, die allgemein als wenig variabel angesehen werden.

Literatur

ALEKPEROV, CH. M. (1959): K systematike *Microtus* (*Pitymys*) *schelkovnikovi* SATUNIN. Isv. AN Azerb. SSR, ser. biol. i s. ch. nauk, 5, 97—101.

AMADON, D. (1966): The Superspecies Concept. Syst. Zool., 15, 245—249.

— (1968): Further Remarks on the Superspecies Concept. Syst. Zool., 17, 345—346.

AMTMANN, E. (1965): Biometrische Untersuchungen zur introgressiven Hybridisation der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* LINNÉ, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus* PALLAS, 1811). Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., 3, 103—156.

BAUER, K. (1962): *Microtus multiplex*, ein neues Säugetier der österreichischen Fauna. Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 65, 71—80.

CAĞLAR, M. (1966?): Türkiyenin Gömülgen Fare (Microtinleri). Türk Biologi Dergisi, ?, 103—115. (Sonderdruck ohne Jahres- und Bandangabe.)

CAIN, A. J. (1953): Geography, Ecology and Coexistence in Relation to the Biological Definition of the Species. Evolution, 7, 76—83.

DAL, S. K. (1954): Die Lebewelt der Armenischen SSR. I: Wirbeltiere. Erevan, 415 pp. (Original russisch).

DARWIN, C. (1859): On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. J. Murray, London.

ELLERMAN, J. R. (1948): Key to the Rodents of Southwest Asia in the British Museum Collection. Proc. Zool. Soc. London, 118, 765—816.

— and T. C. S. MORRISON-SCOTT (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals. London.

FRANK, F. (1954): Die Kausalität der Nagetierzyklen im Lichte neuer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. Z. Morph. Ökol. Tiere, 43, 321—356.

FORMOZOV, A. N. (1931): Notizen über einige Nager des westlichen Kaukasus mit Beschreibung zweier neuer Formen. Folia Zool. et Hydrobiol. Riga, 8, 81—83.

GOODWIN, G. G. (1940): Mammals Collected by the Legendre 1938 Iran Expedition. American Museum Novitates, Nr. 1082, 1—17.

GROMOV, I. M., A. A. GUREEV, G. A. NOVIKOV, I. I. SOKOLOV, P. P. STRELKOV et K. K. CANSKIJ (1963): Mlekopitajuscie fauny SSSR. I—II. Izdat. AN, Moskva—Leningrad, 2000 pp.

GUTHRIE, R. D. (1965): Variability in Characters Undergoing Rapid Evolution. An Analysis of *Microtus* Molars. Evolution, 19, 214—233.

HAITLINGER, R. (1970): *Pitymys* McMURTRIE, 1831, from the Beskid Zywiecki and the Sudetes. Acta theriol., 15, 365—370.

HEPTNER, W. G. (1939): A new Subspecies of vole from Turkestan. Ann. Mag. Nat. Hist. London (ser 11), 4, 192—193.

JANOSSY, D. und E. SCHMIDT (1970): Die Nahrung des Uhus (*Bubo bubo*). Regionale und erdzeitliche Änderungen. Bonn. Zool. Beitr., 21, 25—51.

KADATZKY, N. G. (1964): Rodents of Talysch and Lenkoran Lowland, and their distribution by landscape-geographical Zones. Zool. Zh., 43, 1693—1706.

KALELA, O. (1957): Regulation of Reproduction Rate in Subarctic Populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund). Ann. Acad. Scient. Fenn. A IV, 34, 1—60.

KEPKA, O. (1966): Trombiculidae (Acari) aus der Türkei. Z. f. Parasitenk., 27, 43—63.

KEY, K. H. L. (1968): The Concept of Stasipatric Speciation. Syst. Zool., 17, 14—22.

KRATOCHVIL, J. (1952): Hraboši rodu *Pitymys* McMUTRIE v Ceskoslovensku. Acta Acad. sci. nat. Mor. Sil., 24, 155—194.

— (1956): Hraboš sněžny tatranský *Microtus* (*Chionomys*) *nivalis mirhanreini* SCHÄFER 1935. Acta acad. sei. Cechosl. Basis Brunensis, 28 (1), 39 pp.

— (1964): Die systematische Stellung von *Pitymys tatricus* KRATOCHVIL 1952. Z. Sgtkde, 29, 230—235.

— (1970): *Pitymys*-Arten aus der Hohen Tatra (Mam., Rodentia). Acta sci. nat. Brno, 4 (12), 1—63.

LACK, D. (1949): The Significance of Ecological Isolation. In G. L. JEPSEN, E. MAYR and E. B. FORD, eds., Evolution as a Process, 143—156. Allen and Unwin, London.

LARINA, N. I. und W. L. GOLIKOWA (1959): Morphologische und ökologische Charakteristik von Hybridpopulationen von *Apodemus* im Kaukasus und Transkaukasien. Utschenije sapicki. 64, 145—158. Original in Russisch.

LATTIN, G. DE (1967): Grundriß der Zoogeographie. Fischer Jena, 602 pp.

LAY, D. M. (1967): A Study of the Mammals of Iran Resulting from the Street Expedition of 1962—63. Fieldiana: Zoology, 54, 1—282.

LEHMANN, E. v. (1966): Taxonomische Bemerkungen zur Säugerausbeute der Kumerloevschen Orientreisen 1953—1965. Zool. Beitr., 12, 251—317.

LORCOVIĆ, Z. (1958): Die Merkmale der unvollständigen Speziationsstufe und die Frage der Einführung der Semispezies in die Systematik. Uppsala Univ. Arsskr., 1958, 159—168.

— (1961): Abstufungen der reproduktiven Isolationsmechanismen in der *Erebia tyndarus* Gruppe. Verh. XI. Int. Kongr. Entom. Wien 1960, I, 134—142.

LOUIS, H. (1939): Das natürliche Pflanzenkleid Anatoliens. Geogr. Abh. 3. Reihe, 12, Stuttgart. 132 pp.

MATTHEY, R. (1955): Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie compareé et de taxonomie chez les Microtinae. Rev. Suisse Zool., 62, 163—206.
— (1956): Cytologie Chromosomique comparée des Muridae. Mammalia, 20, 93—123.
— (1958): La position des genres *Ellobius* FISCHER et *Prometheomys* SATUNIN dans la systematique des Microtinés. Rev. Suisse Zool., 65, 377—383.
MAYR, E. (1940): Speciation Phenomena in Birds. Amer. Nat., 74, 249—278.
— (1967): Artbegriff und Evolution. Parey, 617 pp. Übersetzung von: Animal Species and Evolution. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 1963.
MILLER, G. S. (1908): The Voles of the *Microtus nivalis* Group. Ann. Mag. Nat. Hist., ser 8, (1), 97.
MISONNE, X. (1959): Analyse zoogéographique des Mammifères de l'Iran. Inst. Roy. Scie. Nat. Belg., Mémoires, 2. Série, Fasc. 59, 157 pp.
MOREAU, R. E. (1955): Ecological Changes in the Palearctic Region since the Pliocene. Proc. Zool. Soc. Lond., 125, (4), 253—295.
NEMENZ, H. (1967): Zecken aus der Türkei (Acari, Ixodidae). Zool. Anz., 178, 192—195.
NEUHÄUSER, G. (1936a): Diagnosen neuer kleinasiatischer Mäuse. Z. Sgtkde. 11, 159—160.
— (1936b): Die Muriden von Kleinasien. Z. Sgtkde. 11, 161—236.
NIETHAMMER, J. (1960): Über die Säugetiere der Niederen Tauern. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 36, 408—443.
— (1969): Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). Z. zool. Syst. u. Evolutionsforschung 7, 77—127.
— (1970): Die Wühlmäuse (Microtinae) Afghanistans. Bonn. Zool. Beitr. 21, 1—24.
NIETHAMMER, J., G. NIETHAMMER und M. ABS (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Cabreramaus (*Microtus cabrerae* THOMAS, 1906). Bonn. Zool. Beitr., 15, 127—148.
OGNEV, S. I. (1924): Grysuny Severnogo Kavkaza. Zitiert nach OGNEV 1950.
— (1950): Zweri SSSR i prileschaschtschich stran. Bd. 7. Moskau—Leningrad (russisch), 706 pp.
ONDRIAS, J. C. (1965): Contribution to the knowledge of *Microtus guentheri hartingi* from Thebes, Greece. Mammalia, 29, 489—506.
OSBORN, D. J. (1962): Rodents of the Subfamily Microtinae from Turkey. Mammal. 43, 515—529.
RECHINGER, K. H. (1951): Grundzüge der Pflanzenverbreitung im Iran. Verh. zool. bot. Ges. Wien, 92, 181—188.
REICHSTEIN, H. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* LACÉPÈDE 1799. Z. zool. Syst. Evolutionsforschg. 1, 155—204.
— (1964): Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (PALLAS, 1779). Z. wiss. Zool. 170, 114—222.

RIDGEWAY, R. (1912): Color Standard and Color Nomenclature. Washington.

SATUNIN, K. A. (1901): Über ein neues Nager-Genus (*Prometheomys*) aus dem Kaukasus. Zool. Anz. 24, 572—575.

— (1907): Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna Kaukasiens und Transkaspiens. Mitteilungen kauk. Mus. 3, 261—279.

— (1909): Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna Kaukasiens und Transkaukasiens. Mitt. Kauk. Mus. 4, p. 286.

SCHIDLOVSKI, M. V. (1919): *M.(icrotus) Arb.(usticola) rubelianus daghestanicus* SCHIDLOVSKII. Materialy k faune gryzunov Zakavkaz'yach, I, Polevki (Data on Rodent Fauna of Transcaucasus, Part I, Voles). Raboty Zemskoi opytnoi stantsii No 2, p. 12—13.

— (1938): O polevkakh gruppy Arbusticola (On Voles of *Arbusticola* Group). Byulleten Gosudarstvennogo muzeya Gruzii, IX, A, 87—88.

ŠEBEK, ZD. (1960): Neuere Artkriterien bei den Mäuseartigen (Fam. Muridae). Symp. theriol. Brno 1960, 318—325.

SHORT, L. L. (1969): Taxonomic Aspects of Avian Hybridization. The Auk, 86, 84—105.

SIIVONEN, L. (1962): Die Schneemenge als überwinterungsökologischer Faktor. Sitzungsber. Finn. Akad. Wiss. 1962, 111—125.

SIMPSON, G. G. (1961): Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York, 247 pp.

SMITH, H. M. (1965): More evolutionary terms. Syst. Zool. 14, 57—58.

SPITZENBERGER, F. und H. M. STEINER (1962): Über Insektenfresser (Insectivora) und Wühlmäuse (Microtinae) der nordosttürkischen Feuchtwälder. Bonn. Zool. Beitr., 13, 284—309.

— (1964): *Prometheomys schaposchnikovi* SATUNIN, 1901, in Nordost-Kleinasien. Z. Sgtkde. 29, 116—124.

— (1967): Die Ökologie der Insectivora und Rodentia (Mamm.) der Stockerauer Donau-Auen (Niederösterr.). Bonn. Zool. Beitr. 18, 258—296.

STEIN, G. H. W. (1952): Über Massenvermehrung und Massenzusammenbruch bei der Feldmaus, *Microtus arvalis*. Zool. Jb. (Syst.) 81, 1—26.

STEINER, H. M. (1961): Beiträge zur Nahrungsökologie von Eulen in der Wiener Umgebung. Egretta, 4, 1—23.

— (1966): Studien an der Gattung *Apodemus* (Muridae, Mammalia) in den Donauauen bei Wien. Diss. Wien, 153 pp.

— (1968): Untersuchungen über die Variabilität und Bionomie der Gattung *Apodemus* (Muridae, Mammalia) der Donau-Auen von Stockerau (Niederösterreich). Z. wiss. Zoologie, 177, 1—96.

TAST, J. (1966): The Root Vole, *Microtus oeconomus* (PALLAS), as an inhabitant of seasonally flooded land. Annales Zoologici Fennici, 3, 127—171.

— (1968): Influence of the Root Vole, *Microtus oeconomus* (PALLAS), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) in northern Finland. Ann. Akademiae Scientiarum Fennicae Ser. A, 136, 1—23.

TCHERNOV, E. (1968): Succession of Rodent Faunas during the Upper Pleistocene of Israel. Mammalia depicta, Parey, 152 pp.

THOMAS, O. (1906): New Insectivores and Voles collected by Mr. A. Robert near Trebizond. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, 17, 415–421.

VERESHCHAGIN, N. K. (1949): Pleistotsenovye relikty Kabristana i Apsheronskogo poluostrova (Pleistocene Relicts of Kabristan and the Apsheron Peninsula). Byull. Mosk. Obshch. Ispyt. Prirody, otdel biologicheskii, 54 (4), 3–14.

— (1959): Mlekopitajuschtschi Kawkasa; Moskau–Leningrad 703 pp. (russisch).

VINOGRADOV, B. S. (1926): Some External and Osteological Characters of *Prometheomys schaposchnikovi* SATUNIN. Proc. Zool. Soc. Lond., 1926 (2), 401–411.

VINOGRADOV, B. S. and A. I. ARGIROPULO (1941): Fauna of the U.S.S.R.; Mammals; Key to Rodents. (Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskva–Leningrad, 1941) Israel Program for Scientific Translations (transl. from orig. Russian), Jerusalem 1968, 230 pp.

VORONTSOV, N. N. (1966): New Data on the Biology and Taxonomic Position of *Prometheomys schaposchnikovi* SATUNIN. Zool. Zh. 45, 619–623.

WALTER, H. (1956): Vegetationsgliederung Anatoliens, Flora, 143, 295–326.

WEBER, E. (1964): Grundriß der Biologischen Statistik. Jena, 582 pp.

WENDLAND, V. (1970): Vikarianz bei der Nordischen Wühlmaus (*Microtus oeconomus*) und der Erdmaus, *Microtus agrestis*, im Westberliner Raum. Z. Sgtkde. 35, 51–56.

ZIMMERMANN, K. (1950): Die Randformen der mitteleuropäischen Wühlmäuse. Syllegomena biologica Festschr. Kleinschmidt, (1950), 454–472.

The Times Atlas of the World, London 1968.

Abkürzungsverzeichnis

KR Kopfrumpflänge
Schw Schwanzlänge
rel. Schw Schwanzlänge in Prozent der KR
HF Hinterfußlänge
Gew Gewicht

CB Condylobasallänge
Zyg Zygomatikbreite
SB Schädelkapselbreite am Temporale
SH Schädelhöhe mit Bullae
SH_2 Schädelhöhe ohne Bullae, occipital gemessen
Mast Mastoidbreite
IO Interorbitalbreite
RB Rostralbreite über dem proximalen Alveolenabschnitt der Incisivi
RH Rostralhöhe an der niedersten Stelle
Dia Diastem alveolar gemessen
OZR Obere (maxillare) Zahnreihenlänge

FE Falleneinheit (1 FE = 1 Falle pro Nacht)
KS Kleinsäuger
Mi Microtinae
BZM Berliner Zoologisches Museum
BM British Museum
USNM US National Museum (Smithsonian Institution)
Coll. FS Coll. F. Spitzenberger, Wien

$\bar{x}$ Mittelwert
Min, Max Extremwerte
s Streuung
v Variabilitätskoeffizient
p Irrtumswahrscheinlichkeit in %
df Freiheitsgrade
n. s. nicht signifikant